



Les vertébrés du Crétacé Supérieur des Charentes (Sud-Ouest de la France) : biodiversité, taphonomie, paléoécologie et paléobiogéographie

Romain Vullo

► To cite this version:

Romain Vullo. Les vertébrés du Crétacé Supérieur des Charentes (Sud-Ouest de la France) : biodiversité, taphonomie, paléoécologie et paléobiogéographie. domain_other. Université Rennes 1, 2005. Français. NNT : . tel-00166218

HAL Id: tel-00166218

<https://theses.hal.science/tel-00166218>

Submitted on 2 Aug 2007

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

N° d'ordre: 3313

THÈSE

présentée

DEVANT L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

pour obtenir

le grade de : ***DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1***

Mention Biologie

par

ROMAIN VULLO

Equipe d'accueil : Géosciences Rennes
Ecole Doctorale : Vie-Agronomie-Santé
Composante Universitaire : UFR SPM

**LES VERTÉBRES DU CRÉTACÉ SUPÉRIEUR
DES CHARENTES (SUD-OUEST DE LA FRANCE) :
BIODIVERSITÉ, TAPHONOMIE,
PALÉOÉCOLOGIE ET PALÉOBIOGÉOGRAPHIE**

Soutenue le 13 décembre 2005 devant la commission d'Examen

COMPOSITION DU JURY :

M. François Guillocheau, Univ. Rennes 1
M^{me} Angela D. Buscalioni, Univ. Madrid
M. Jean-Claude Rage, MNHN, Paris
M. Jean-Michel Mazin, Univ. Lyon 1
M. Henri Cappetta, Univ. Montpellier 2
M. Didier Néraudeau, Univ. Rennes 1

Président du Jury
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Co-directeur de thèse
Directeur de thèse

Remerciements

Arrivé au terme de ces trois ans de thèse, l'heure est venue pour moi de remercier toutes les personnes qui, de près ou loin, ont contribué au bon déroulement et à la réalisation finale de ce travail.

En tout premier lieu, je tiens très sincèrement à remercier mon directeur de thèse, Didier Néraudeau, qui a rendu possible cette aventure paléontologique. Sa confiance, sa disponibilité, son enthousiasme et son soutien permanent ont été les moteurs principaux qui m'ont permis de mener à terme la mission qu'il m'a proposée voici quelques années. Son aide permanente, tant scientifique que matérielle, fut plus que précieuse. L'encadrement de cette thèse a également été confié à Henri Cappetta, que je remercie tout particulièrement pour l'apport de ses connaissances ichthyologiques. Nos discussions m'ont toujours été très profitables, et c'est toujours avec grand plaisir que j'ai eu à lui rendre visite le plus régulièrement possible.

Je tiens également à exprimer toute ma reconnaissance aux membres de mon jury qui ont accepté spontanément d'évaluer le résultat de mes travaux : Angela D. Buscalioni, Jean-Claude Rage, Jean-Michel Mazin et François Guillocheau.

Ces trois dernières années m'ont permis d'entrer en contact avec un grand nombre de paléontologues français ou étrangers. Tous ont correspondu avec moi avec enthousiasme, tout en me faisant part de leurs avis et remarques divers. Sans pouvoir tous les citer, je tiens ici à les remercier très sincèrement pour leur amabilité.

Mes remerciements s'adressent également aux familles Giraud et Marchand, qui m'ont autorisé à travailler régulièrement dans leurs carrières respectives des Renardières et de Font-de-Benon. De la même manière, je souhaite exprimer ma profonde sympathie envers tous les paléontologues amateurs qui m'ont accompagné sur le terrain ou confié leur matériel : Pierre et Anita Bénéfice, Alain Couillard, Michel Bureau, François Izambard, Thierry Lenglet, Magali Louvel, Etienne Ruhaud, Jean-Pierre Texier, et bien d'autres encore...

Une aide non négligeable m'est venue de la part d'étudiants, aussi bien sur le terrain qu'au laboratoire. Je les remercie encore pour le temps qu'ils ont consacré à la recherche de restes de vertébrés : Polo, Annabelle, Bérengère, Aymeric, François, Gaëlle, Maxime et tous ceux que j'oublie...

L'ambiance chaleureuse de Géosciences m'a permis de travailler dans d'agréables conditions. J'en profite pour adresser un salut amical à tout ce petit monde, sans pouvoir tous les citer. Un merci particulier cependant à Blaise, Loïc, Ronan et Vincent, qui m'ont souvent apporté conseils et encouragements.

Je tiens également à saluer tous mes amis les plus proches : Antoine, Damien, Fita, Fred, Thomas, Sylvain et tous les autres pour leur constante bonne humeur et les bons moments que l'on peut passer à chacune de nos retrouvailles rochelaises. Mais aussi et surtout un grand Merci ! à Diane qui est là pour m'épauler sans compter...

Enfin, je dédie ce mémoire de thèse à mes parents et mes deux frères, qui étaient les premiers à connaître mes motivations et à m'encourager dans cette voie.

Résumé. Plusieurs gisements à vertébrés du Cénomanien des Charentes, pour la plupart inédits, ont été étudiés d'un point de vue systématique et taphonomique. Au total, plus de 18000 restes ont pu être identifiés, avec près de 80 taxons répartis sur une quinzaine de niveaux de faciès variés. Les assemblages les plus riches, concentrés dans la partie inférieure de l'étage, sont constitués de microrestes présentant une grande diversité taxonomique (poissons, amphibiens, reptiles, mammifères) et écologique. Bien que largement dominés par les sélaciens (trois nouveaux genres et quatre nouvelles espèces sont décrits), ces assemblages contiennent de nombreux restes de tétrapodes continentaux. Certains groupes, comme les mammifères, sont signalés pour la première fois dans le Cénomanien européen.

L'analyse taphonomique des différents niveaux a permis de définir plusieurs catégories d'assemblages, variant notamment par la taille (millimétrique ou centimétrique) et le degré d'abrasion de leurs éléments. Dans un contexte globalement transgressif, les modalités de formation de ces gisements paraliques sont discutées (rôle de la condensation), tout comme l'évolution paléoécologique des faunes au cours du Cénomanien (extinctions locales et remplacements fauniques). L'association dans les Charentes de taxons d'affinités laurasiatiques (ex : Solemydidae, Troodontidae, Nodosauridae) et gondwaniennes (ex : Distobatidae, Ziphosuchia, Carcharodontosauridae) constitue une particularité biogéographique, s'expliquant à la fois par des phénomènes de vicariance et de dispersion. La possibilité d'échanges fauniques trans-téthysiens au Cénomanien inférieur semble ainsi attestée. Les vertébrés du Cénomanien présentent un mélange de formes relictées et précurseurs, illustrant les changements s'opérant entre le Crétacé inférieur et le Crétacé supérieur.

Par ailleurs, la faune de sélaciens du Campanien stratotypique, comprenant 20 espèces (dont deux nouvelles), est décrite en détail pour la première fois. Cela complète l'étude portée sur les vertébrés du Crétacé supérieur nord-aquitain et permet d'établir des comparaisons avec les autres faunes connues pour cet étage.

Vertebrates from the Late Cretaceous of Charentes (SW France): biodiversity, taphonomy, palaeoecology and palaeobiogeography.

Abstract. Several Cenomanian vertebrate localities from the Charentes region (France), mostly new, have been studied. More than 18.000 remains, representing about 80 taxa, have been collected from 15 levels with different facies. Richest localities are Early Cenomanian in age and have yielded diversified microremain assemblages (fishes, amphibians, reptiles, mammals). Although they are dominated by selachian remains (including 3 new genera and 4 new species), continental vertebrate elements are numerous. Some groups, like mammals, are found for the first time in the Cenomanian of Europe.

Taphonomic analysis allows to distinguish several types of assemblages characterized by the size (millimetric to centimetric) and the abrasion of the elements. In a global sea-level rise context, the genesis processes of these vertebrate-bearing deposits (condensation, time-averaging, brief events...) and the ecology of faunas (extinctions and faunal changes) are discussed. About the biogeography, an unusual mixture of Laurasiatic (e.g., Solemydidae, Troodontidae, Nodosauridae) and Gondwanan (e.g., Distobatidae, Ziphosuchia, Carcharodontosauridae) taxa is observed and explained by vicariance as well as dispersal. Crossing of the Tethys may have occur during the Early Cenomanian. The occurrence of both relictual and precursor taxa illustrates the faunal change that happened during the mid-Cretaceous.

Lastly, selachians from the type Campanian area are described, including two new species. This study makes possible comparisons with faunas previously known from this stage.

SOMMAIRE

Remerciements

Résumé

Abstract

Sommaire

I - INTRODUCTION GENERALE..... 3

Historique des travaux sur les vertébrés du Crétacé des Charentes 5

Matériel et méthodes 8

II - CADRE GEOLOGIQUE 13

2.1. Contexte général..... 13

2.2. Les principaux gisements cénomaniens 17

Carrière de Font-de-Benon 17

Carrière de Cadeuil 20

Les Renardières 22

Fouras-Vauban..... 23

Fouras Bois-Vert 26

Ile d'Aix 29

Montagan 31

Traslemaine et la Buzinie 33

Ile Madame 35

Carrières de l'Amas et du Mas 37

Port-des-Barques 39

III - SYSTEMATIQUE..... 43

IV - TAPHONOMIE 137

4.1. Contexte sédimentaire 137

Granulométrie 137

Type de faciès 139

4.2. Taphonomie descriptive et quantitative 141

Taille des restes 141

Abrasion 146

Fragmentation et cassures fraîches 151

Perforations..... 152

Intempérisation ("weathering")..... 154

4.3. Genèse des concentrations et contexte séquentiel.....	155
<i>Condensations et "time-averaging"</i>	155
<i>Les principaux types de concentrations</i>	157
4.4. Actuo-taphonomie : recherche de restes de vertébrés	
dans les sédiments actuels de l'île de Bimini (Bahamas)	163
<i>Problématique</i>	163
<i>Historique</i>	164
<i>Cadre géographique et environnemental de l'étude</i>	164
<i>La faune de sélaciens de Bimini et sa particularité écologique</i>	166
<i>Matériel et méthodes</i>	167
<i>Résultats</i>	170
<i>Discussion</i>	170
V - PALEOECOLOGIE	177
5.1. Introduction	177
5.2. Analyse faunique.....	178
<i>Analyses cluster</i>	183
<i>Exemple de remplacement "actif": le cas de Tribodus et de Pseudohypolophus</i>	186
<i>Exemple de remplacement "passif": le cas de Simoliophis et de Carentonosaurus</i>	188
<i>Transition Crétacé inférieur/Crétacé supérieur:</i> <i>coexistence de formes relictés et précurseurs</i>	188
5.3. Ecologie des taxons	190
<i>Les sélaciens</i>	190
<i>Les actinoptérygiens</i>	191
<i>Les anoures</i>	192
<i>Les chéloniens</i>	192
<i>Les crocodiliens</i>	192
<i>Les dinosaures</i>	193
<i>Les ptérosaures</i>	193
<i>Les plésiosaures</i>	194
<i>Les squamates</i>	194
<i>Les mammifères</i>	195
5.4. Environnements de dépôt et paléogéographie locale	197
VI - PALEOBIOGEOGRAPHIE	205
6.1. Introduction	205
6.2. Cadre paléogéographique global.....	205
6.3. Les principales faunes de vertébrés cénomaniens.....	206
<i>La Formation Cedar Mountain ("Mussentuchit local fauna"), Utah</i>	207
<i>La Formation Dakota, Utah</i>	207
<i>Les Formation Woodbine, Texas</i>	207

<i>La Formation Khodzhakul</i>	208
<i>La Formation des Kem Kem, Maroc</i>	208
<i>Méditerranée orientale - Proche-Orient (Bosnie-Herzégovine, Liban, Israël)</i>	208
<i>Bassin anglo-franco-belge, Allemagne, République Tchèque</i>	209
<i>Péninsule ibérique</i>	209
6.4. Affinités paléogéobiographiques de quelques taxons remarquables.....	209
<i>Les sélaciens</i>	209
<i>Les actinoptérygiens</i>	211
<i>Les chéloniens</i>	211
<i>Les crocodiliens</i>	211
<i>Les dinosaures</i>	211
<i>Les squamates</i>	213
<i>Les mammifères</i>	213
<i>Considérations paléobiogéographiques générales</i>	213
6.4. Evolution des faunes de vertébrés dans le Crétacé européen.....	216
VII - LES SELACIENS DU CAMPANIEN STRATOTYPIQUE	221
7.1. Cadre géographique et géologique de l'étude.....	222
7.2. Systématique	227
7.3. Aspects paléoécologiques et paléobiogéographiques	256
VIII - CONCLUSIONS	263
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	269
PLANCHES 1-19	
Annexes 1-2	

- I -

Introduction générale

I – INTRODUCTION GENERALE

Le Crétacé représente une période cruciale dans l'évolution des vertébrés, avec notamment l'essor des oiseaux et des grands groupes actuels de sélaciens, l'émergence des groupes modernes de mammifères (métathériens et euthériens), ou encore la fin de l'ère des dinosaures. Ces grands événements biologiques, auxquels on peut bien sûr ajouter l'apparition des plantes à fleurs, sont étroitement liés aux événements tectoniques (ouverture complète de l'Océan Atlantique, fermeture de la partie occidentale de la Téthys), eustatiques (grande transgression cénomano-turonienne, régression fini-crétacée), anoxiques (OAE) et climatiques ayant marqué la fin de l'Ere Secondaire.

Contrairement au Crétacé américain ou asiatique, les faunes de vertébrés continentaux à margino-littoraux du Crétacé européen restent dans leur ensemble relativement mal connues. Ceci est particulièrement vrai pour la partie moyenne de cette période, où le registre fossile demeure très incomplet. En Europe, les formations continentales se limitent principalement au Crétacé basal (faciès purbeckien et wealdien) et terminal (Campanien-Maastrichtien). En effet, le haut niveau marin généralisé caractérisant le CénoMano-Turonien ne semble pas avoir été favorable à la préservation de ce type de faunes, l'Europe étant alors réduite à un vaste archipel s'étendant au nord de la Téthys. En France, la plupart des données proviennent du Crétacé terminal et restent anecdotiques pour ce qui est du CénoManien. Pour cet étage, seuls les dépôts paraliques détritiques offrent l'opportunité de découvrir en relative abondance les restes de faunes continentales et littorales.

Un travail de prospection mené activement depuis quelques années dans le Crétacé nord-aquitain, focalisé sur les terrains cénoManiens des deux départements charentais (Charente-Maritime et Charente), vient peu à peu compléter nos connaissances. C'est ainsi que de nouveaux gisements à vertébrés ont récemment pu être découverts. La plupart de ces gisements ont livré des assemblages constitués de microrestes mêlant à la fois des restes de vertébrés terrestres, dulçaquicoles et marins. Le CénoManien des Charentes s'inscrit dans un contexte globalement transgressif, et est caractérisé par une double alimentation terrigène due à la proximité des massifs armoricain et central. De cette sédimentation détritique résulte la formation de nombreux dépôts lenticulaires en domaine estuarien ou littoral, argilo-sableux, et renfermant localement de fortes concentrations en micro- ou mésorestes. De tels assemblages

sont fréquemment rencontrés dans le Crétacé supérieur et sont régulièrement étudiés d'un point de vue systématique, taphonomique et paléoécologique (formations fluviatiles nord-américaines ; formations paraliques d'Asie Centrale). L'analyse de ces bioaccumulations fournit généralement de précieuses données pour les reconstitutions paléoenvironnementales.

Les différents aspects caractérisant les assemblages découverts dans le Cénomaniens des Charentes seront traités dans ce travail. Après avoir précisé le cadre géologique général et décrit en détail la stratigraphie des principaux sites, la première étape sera d'identifier les différents éléments découverts, dans la limite du caractère diagnostique présenté par les restes considérés (souvent de très petite taille et/ou fragmentaires). Les peuplements de vertébrés étant pris en compte dans leur ensemble pour ce travail, un large spectre faunique sera de ce fait couvert, allant des sélaciens aux mammifères, en passant par une grande variété d'actinoptérygiens et de reptiles. L'étude systématique contribuera ainsi à estimer la biodiversité des faunes de vertébrés peuplant les environnements insulaires (littoraux, estuariens ou terrestres) de l'ouest de l'Europe au Cénomaniens. Une analyse sédimentologique et taphonomique des principaux niveaux aura pour but de mieux cerner les modalités de formations de telles couches (caractérisation des litho- et taphofaciès, conditions et milieux de dépôts, estimation de l'allochtonie). Les données paléoécologiques déduites des différentes associations seront compilées et intégrées dans une analyse synécologique prenant en compte les informations fournies par la flore et les invertébrés. Ces deux dernières approches (taphonomie et paléoécologie) aboutiront à des considérations paléoenvironnementales et paléogéographiques régionales visant à définir la variété des milieux rencontrés. Dans un cadre biostratigraphique, l'évolution des faunes sera analysée en fonction du paramètre eustatique et des changements environnementaux. Enfin, d'un point de vue plus global, la comparaison avec d'autres faunes cénomaniennes (péninsule ibérique, Afrique du Nord, Amérique du Nord) bien connues et la caractérisation de taxons particuliers nous amèneront à établir des relations paléobiogéographiques entre les différents grands ensembles, tout en tentant de discerner les phénomènes de dispersion et de vicariance.

Si les vertébrés du Crétacé du sud-ouest de la France (notamment des Charentes) n'ont été que très peu étudiés jusque là, et souvent de façon anecdotique, ils n'en présentent pas moins un intérêt certain pour une meilleure compréhension des écosystèmes médio-crétacés ouest-européens. En effet, la situation paléogéographique (région située au carrefour de plusieurs grands domaines : boréal, nord-atlantique et téthysien) et le contexte

paléoenvironnemental (succession de milieux paraliques et néritiques) qu'offrent les dépôts crétacés nord-aquitains sont donc particulièrement favorables à l'étude des faunes de vertébrés. Retracer leur évolution (biodiversité, apparition, disparition, migration, vicariance, préservation...) par rapport aux grands événements marquant cette période, comme les fluctuations du niveau marin, constitue un problème complexe mais déterminant pour notre connaissance des vertébrés du Crétacé supérieur d'Europe occidentale.

D'un autre côté, les vertébrés marins de la fin du Crétacé restent relativement mal connus pour les régions méridionales de l'Europe, contrairement au domaine boréal (Bassin anglo-franco-belge, Allemagne, Suède) où de nombreuses faunes de sélaciens et de reptiles ont notamment été décrites. Ainsi, le Crétacé supérieur du bassin d'Aquitaine mérite une attention particulière dans l'objectif de combler cette lacune. Outre les étages peu prolifiques que sont le Turonien, le Coniacien et le Santonien, un long travail de prospection a été réalisé dans le Campanien proche de l'aire stratotypique et a abouti à la récolte d'un assemblage de vertébrés marins, incluant notamment une intéressante faune de sélaciens dont l'étude complémentaire constituera l'ultime chapitre de cette thèse.

Historique des travaux sur les vertébrés du Crétacé des Charentes

Les restes de vertébrés du Cénomaniens des Charentes, bien que diversifiés et relativement fréquents, n'ont jusqu'alors suscité qu'un nombre réduit d'études. Pourtant, dès le milieu du XIX^{ème} siècle, Coquand (1859, 1860) mentionne les premières découvertes (sans toutefois les figurer), correspondant à des dents de sélaciens et de pycnodontiformes, ainsi qu'à des « grandes vertèbres de sauriens » et « vertèbres et ossements de Sauriens indéterminés ». Les termes de Gardonien et Carentonien, définis par Coquand (1857a), étaient alors employés par cet auteur pour désigner respectivement les argiles lignitifères de la limite Albien-Cénomaniens et le reste de la série cénomaniens. Par la suite, Sauvage entreprit l'étude de quelques formes particulières de requins, poisson et reptile (1880a, b, c) (Fig. 1.1). On retiendra notamment parmi ces travaux la description du squamate serpentiforme *Simoliophis rochebrunei*, complétée la même année par l'étude de Rochebrune (1880). Enfin, Boissellier (1881) signala les restes d'un dinosaure dans les couches cénomaniens de l'embouchure de la Charente, depuis attribués plus précisément à un sauropode (Buffetaut *et al.*, 1991) (provenant probablement des argiles du faciès purbeckien).

Tout en restant très précieux du fait de leur valeur historique, les travaux de ces anciens auteurs se révèlent à la fois trop succincts et imprécis, ne donnant qu'une image très réduite des faunes de vertébrés occupant au Cénomaniens la marge nord-occidentale du Bassin Aquitain.

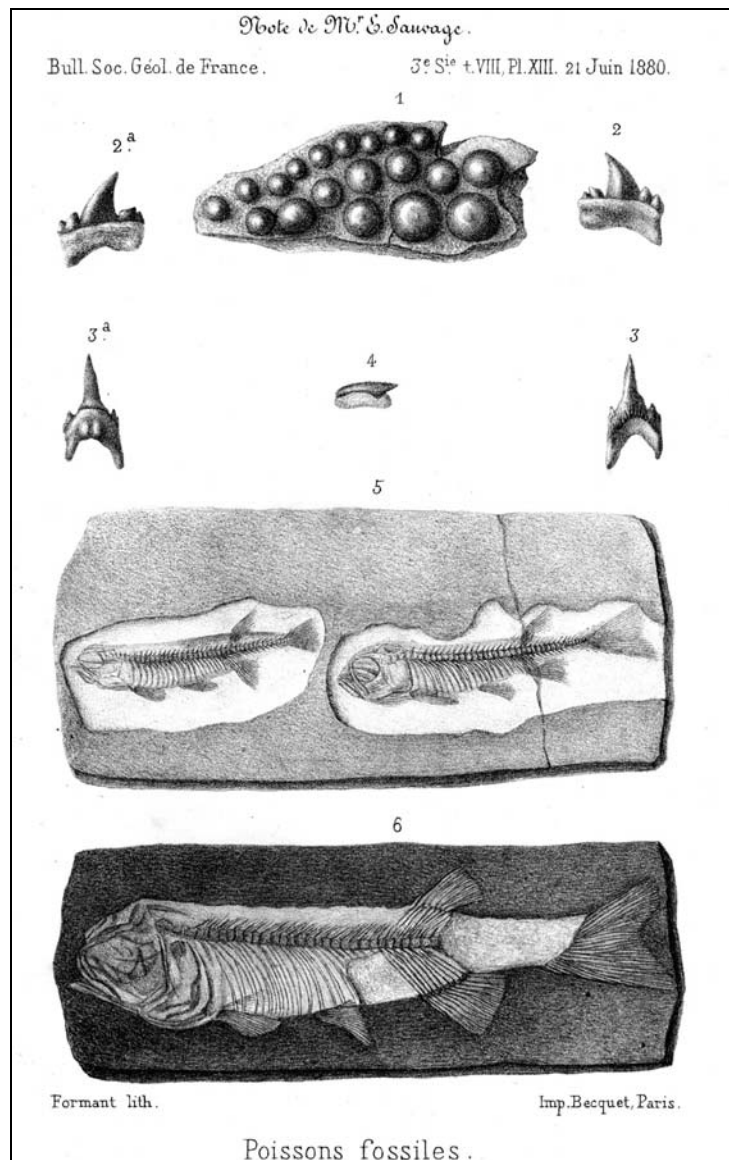


Figure 1.1. Planche publiée en 1880 par Sauvage dans le *Bulletin de la Société géologique de France*, illustrant trois dents de requins provenant du Cénomaniens des Charentes (figures 2, 3 et 4). Cela correspond à l'une des plus anciennes figurations de restes de vertébrés du Crétacé de cette région. (d'après Sauvage, 1880a)

Il faudra attendre plus d'un siècle pour que cette lacune ne commence à être comblée. Landemaine (1991), suivi de Buffetaut & Pouit (1994), ont respectivement décrit une riche faune de sélaciens et les restes de dinosaures et de crocodiliens provenant des environs de

Rochefort. Enfin, les derniers travaux traitant des vertébrés du Cénomaniens des Charentes, publiés depuis l'année 2003, constituent les premiers résultats du programme de prospection et de récolte entrepris notamment dans le cadre de cette thèse. Ainsi, un niveau du Cénomaniens supérieur a récemment livré un nouveau squamate varanoïde (Rage & Néraudeau, 2004) et des restes d'un dinosaure ornithopode viennent d'être décrits dans la partie inférieure de l'étage (Néraudeau *et al.*, 2003). Des assemblages plus diversifiés ont également fait l'objet d'études préliminaires (Vullo *et al.*, 2003, 2005 ; Néraudeau *et al.*, 2005). Enfin, parallèlement, l'ambre albo-cénomaniens de Charente-Maritime a préservé de rares indices sous forme d'inclusions. Ainsi, Perrichot (2003) et Perrichot & Néraudeau (2005) ont rapporté la découverte exceptionnelle d'éléments de petite taille tels qu'un lambeau de peau reptilienne et une plume.

A l'image des vertébrés cénomaniens, les sélaciens du Campanien du Bassin d'Aquitaine n'ont fait l'objet, jusqu'à présent, que de très peu d'études. Seulement deux auteurs (Coquand, 1859, 1860 ; Priem, 1912) se sont intéressés aux restes de sélaciens de cette région. Coquand (1859), après avoir établi le stratotype du Campanien au sein de la champagne charentaise (Coquand, 1857a), décrit très brièvement trois espèces provenant de Montignac (Dordogne) : *Otodus marroti*, *Lamna petrocoriensis* et *Ptychodus pauli*. Ces taxons furent établis de manière succincte, sans aucune illustration, et peuvent être respectivement considérés, d'après leurs descriptions, comme synonymes juniors de *Cretolamna appendiculata*, *Cretoxyrhina mantelli* et *Ptychodus rugosus* Dixon. De plus, l'âge de cette localité, présumé campanien par Coquand, s'est révélé par la suite correspondre au Santonien (Arnaud, 1887). Par la suite, Priem (1912) signala deux formes supplémentaires, ?*Scapanorhynchus* sp. et *Squalicorax pristodontus*, du « Dordonien » (Campanien supérieur) de Talmont et Meschers, près de Royan (Charente-Maritime).

Les sélaciens du Campanien des Charentes n'ont depuis suscité aucune autre étude et sont donc restés pratiquement méconnus pendant plus d'un siècle. De plus, les travaux effectués par ces anciens auteurs souffrent de leur ancienneté et de leur faible objectivité. En revanche, concernant le sud du Bassin d'Aquitaine, Cappetta & Odin (2001) ont récemment étudié la faunule de sélaciens du Campanien-Maastrichtien de Tercis (Landes). La découverte et la description d'un nouveau matériel récolté dans une portion de la série campanienne des falaises bordant la Gironde permettent de mieux connaître la composition faunistique de cette région située à mi-chemin entre le domaine boréal et le domaine mésogéen (Vullo, 2005).

Matériel et méthodes

Récolte et traitement du matériel

Le matériel étudié dans ce travail est issu de récoltes de surface sur le terrain et/ou, selon les gisements, de lavage-tamissage de sédiment. Pour cette opération, différentes mailles ont été utilisées (0,35 – 0,5 – 0,71 ou 0,8 – 1 mm). Aucun traitement chimique n'a dû être appliqué, si ce n'est une légère attaque à l'eau oxygénée (H₂O₂) pour les niveaux argileux de Fouras-Vauban et de la carrière de l'Amas. Le tri a été réalisé sous loupe binoculaire (Leica MZ 9,5) pour les fractions fines (< 0,71 ou 1 mm) et à l'œil nu pour les fractions les plus grossières (> 0,71 ou 1 mm). Selon les types d'assemblages définis sur la taille moyennes des éléments, le tri s'est focalisé sur les fractions contenant les concentrations de microrestes les plus élevées. Par ailleurs, de nombreuses collections privées, rassemblées par des paléontologues amateurs, ont pu être visitées. Cela a permis, dans une certaine mesure, de compléter nos données (taxons rares, comptages...).

La quantité de sédiment exploitée pour chaque gisement ou niveau varie principalement en fonction de l'accessibilité du site (falaises, travaux autoroutiers...) (Tab. 1.1). Afin d'éviter ce biais, les données ont été traitées sous forme de fréquences relatives.

Tableau 1.1. Masses de sédiment prélevées et traitées (lavage-tamissage-triage) (kg). Les échantillons des Renardières et de la Buzinie n'ont pas été prélevés en totalité par nos soins et leur masse précise est inconnue. Plusieurs tonnes ont néanmoins été récoltées, portant le total de la masse à près de 10 t.

CDL	FDB1	FDB2	RND	FVA1	FVA4	FVA5	TLM	BZN	MTG	AMA1	AMA2
300	3000	100	x1000	500	200	100	400	x1000	125	50	20

Les analyses quantitatives et statistiques (uni-, bi- et multivariées) ont été réalisées avec Excel 2000 et PAST (PALaeontological STatistics : Hammer *et al.*, 2001). L'analyse des clusters a été réalisée selon la méthode de groupement par paires UPGMA (*Unweighted Pair Grouping Method with Arithmetic Averages*), en employant différents indices de similitude selon le type de données exploité. Cette méthode est celle classiquement utilisée à des fins paléoécologiques (Brinkman *et al.*, 2004).

Les photographies des échantillons ont été effectuées avec la caméra numérique Leica DC 300 (adaptable sur la loupe binoculaire) et l'appareil numérique Nikon Coolpix 4500. Les plus petits spécimens ont été traités au MEB (modèles JEOL JSM-T200 et 6700).

Les nombreuses missions de terrains (Charentes, Anjou, Sarthe, Asturies, Bahamas), représentant une durée totale de plusieurs semaines, ont pu être financées principalement grâce au projet Eclipse du CNRS, intitulé *Interactions climat/écosystèmes de l'Aptien au Paléocène*.

Terminologie

Une terminologie consensuelle a été employée pour la description des différents types de restes analysés. Concernant les restes dentaires, la terminologie relative à l'anatomie et l'orientation correspond globalement (sauf exceptions) à celle présentée ci-dessous (Fig. 1.2) (cf. Cappetta, 1987b ; Smith & Dodson, 2003). Par exemple, les termes « dentelures » et « apex » sont à la fois communs à la description des dents du requin *Squalicorax* et à celle des dents de dinosaures théropodes. Pour quelques cas particuliers, la terminologie est indiquée dans la figure associée. A défaut, il conviendra de se rapporter aux travaux cités dans le texte.

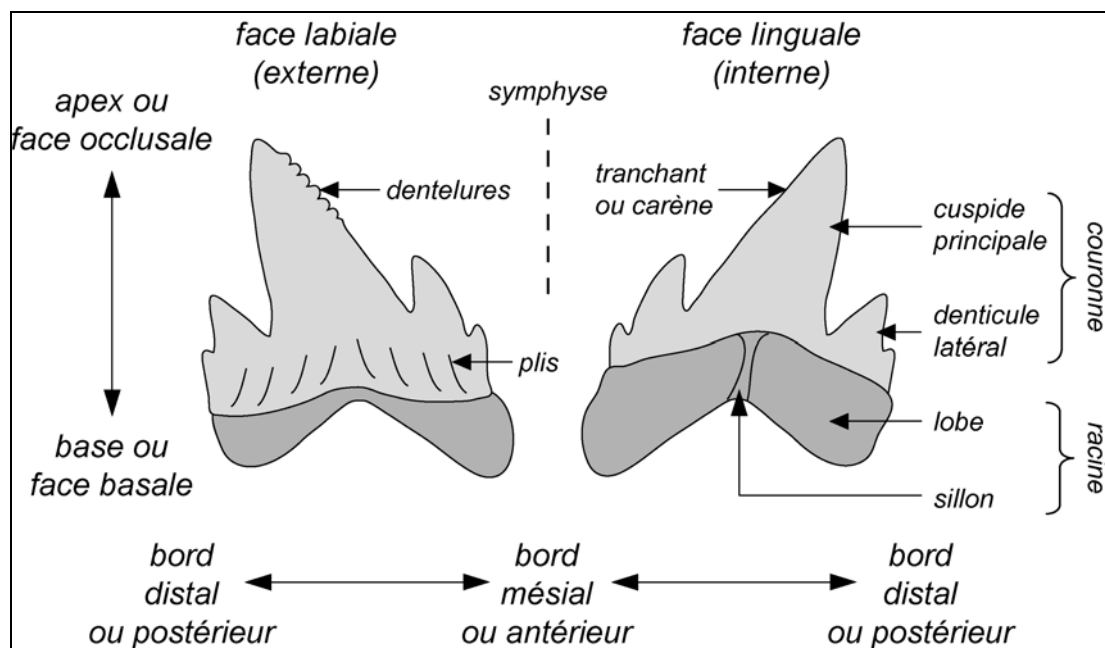


Figure 1.2. Terminologie (anatomie et orientation) d'une dent de requin schématisée. Les principaux termes employés dans ce travail sont ici indiqués. Ceux-ci concernent la description de la plupart des restes étudiés.

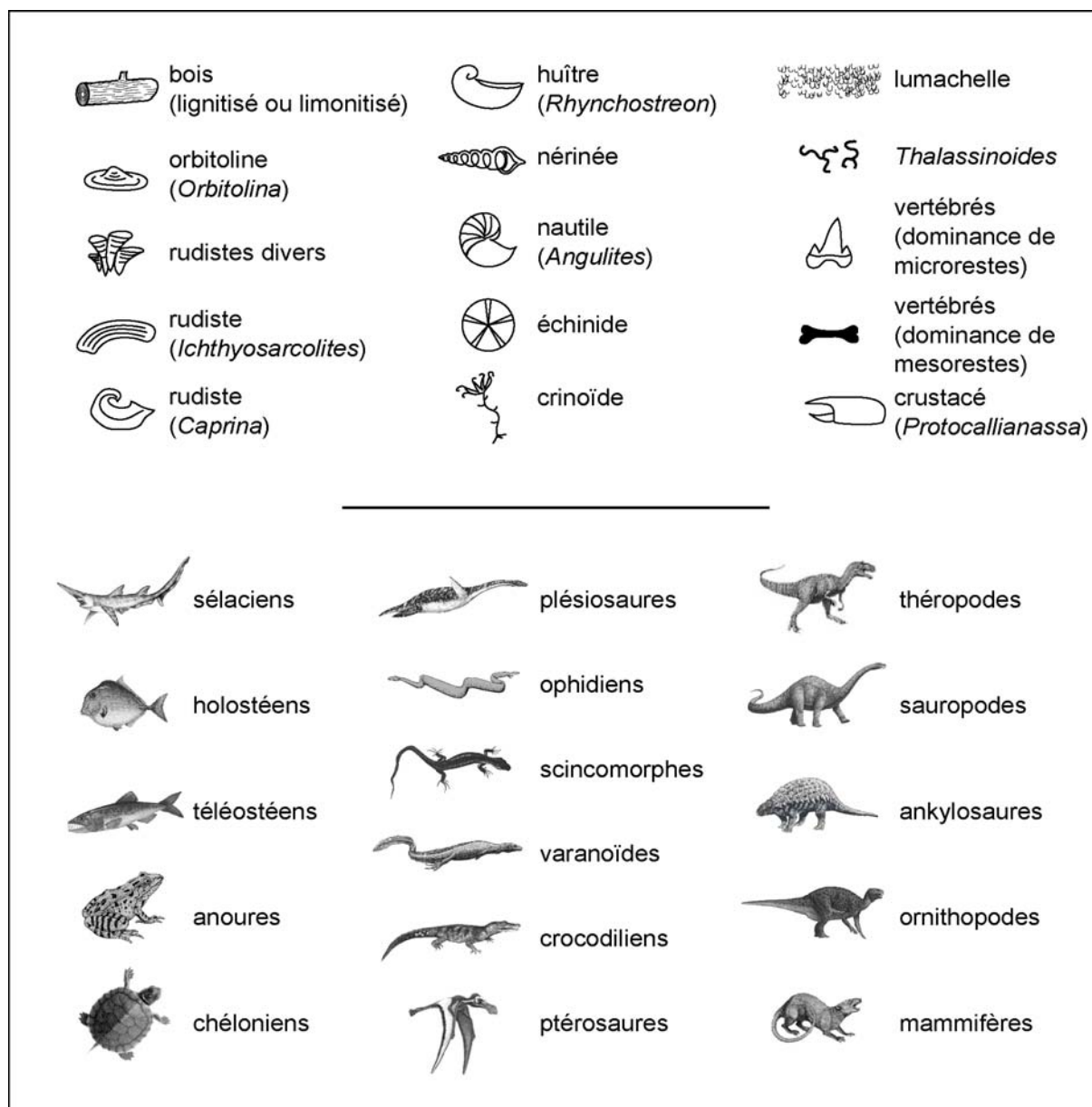
Légendes et abréviations

Figure 1.3. Légendes des différents symboles utilisés dans ce travail.

La légende des différents symboles incorporés dans certaines figures de ce mémoire est indiquée dans la Figure 1.3. Concernant les localités, les abréviations employées sont les suivantes :

Cénomaniens : AMA, l'Amas ; BZN, la Buzinie ; CDL, Cadeuil ; FBV, Fouras Bois-Vert ; FDB, Font-de-Benon ; FVA, Fouras-Vauban ; MAD, Ile Madame ; MAS, le Mas ; MTG, Montagan ; PDB, Port-des-Barques ; RND, les Renardières ; TLM, Traslemaine.

Campanien : CLD, le Caillaud ; MSH, Meschers ; PIL, le Pilou.

- II -

Cadre géologique

II - CADRE GEOLOGIQUE

2.1. Contexte général

Le Cénomaniens affleure sur la bordure septentrionale du Bassin Aquitain selon un axe NW-SE reliant le Massif Armoricaïn au Massif Central. Il constitue une série sédimentaire relativement peu développée (environ 50 m) mais continue, depuis l'Albien terminal jusqu'au Turonien basal. Cette série étant plus complète dans la partie occidentale (Charente-Maritime) et les affleurements y étant plus nombreux (falaises et estrans), le cadre géographique précis de la présente étude se situe principalement dans la région de Rochefort (Fig. 2.1). La grande régression fini-jurassique ayant provoqué l'émersion de cette région durant tout le Crétacé inférieur, la transgression cénomaniennne entraîne le retour à des conditions marines sur la plate-forme nord-aquitaine. Les travaux de Moreau (1976, 1977, 1987, 1993a-c, 1996) ont permis de préciser les différentes caractéristiques de cette transgression. Elles peuvent être résumées ainsi :

- progression depuis le sud-ouest vers le nord et l'est ;
- dynamique marine saccadée et lente à travers une succession de milieux néritiques ne s'ouvrant qu'au Cénomaniens terminal ;
- climats chauds et humides, plus tempérés vers la fin de l'étage ;
- double alimentation terrigène (Massifs Armoricaïn et Central) ;
- taux moyen de sédimentation peu élevé (10 à 20 m / million d'années) ;
- faible bathymétrie lors des pics transgressifs (quelques dizaines de mètres).

Toujours selon les travaux de Moreau (*ibid*), le Cénomaniens charentais est divisé en sept unités (A à G), elles-mêmes divisées en sous-unités lithologiques par Néraudeau *et al.* (1997). Parallèlement, ces derniers reconnaissent au sein de la transgression cénomaniennne (correspondant à un demi-cycle transgressif de second ordre) au moins sept unités séquentielles de 3^{ème} ordre délimitées par six discontinuités majeures (Ce1 à Ce6) (Hardenbol *et al.*, 1998).

Sans considérer l'étude du Campanien traitée à part dans un unique et ultime chapitre, les recherches entreprises dans le cadre de cette thèse se sont principalement focalisées sur les dépôts cénomaniens situés sur le flanc nord du synclinal de Saintes, selon un axe reliant Rochefort à Angoulême matérialisé par le cours de la Charente. Un unique gisement (Cadeuil) se trouve quant à lui localisé sur l'anticlinal de Jonzac.

Les gisements ayant livré des restes de vertébrés sont situés stratigraphiquement à la base du Cénomanién inférieur (sous-unités B1 et B2) et à la base du Cénomanién supérieur (unités C4, D et E) (Figs. 2.2 et 2.3). A cela s'ajoutent les quelques niveaux du Cénomanién terminal et du Turonien basal de Port-des-Barques dans lesquels ont été récoltées quelques dents isolées. En revanche, les sables et argiles de l'unité A ainsi que les niveaux bioconstruits et péri-récifaux à rudistes de B3, C et F semblent totalement dépourvus de restes de vertébrés.

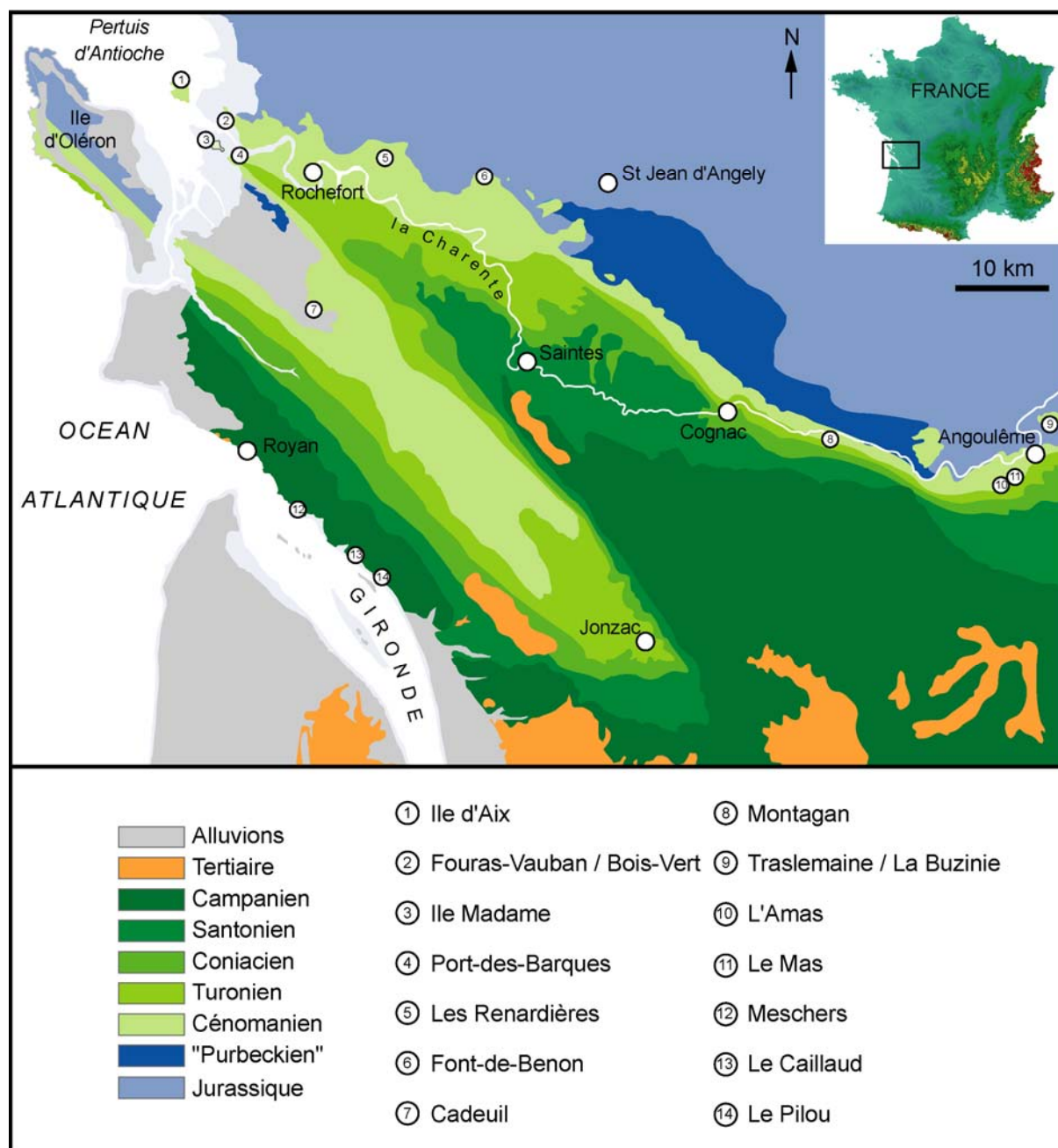


Figure 2.1. Carte des Charentes montrant la répartition géographique des différents gisements étudiés dans ce travail. Les trois localités campaniennes (Le Pilou, Le Caillaud et Meschers) sont ici représentées à titre indicatif, mais seront traitées plus en détail dans le dernier chapitre.

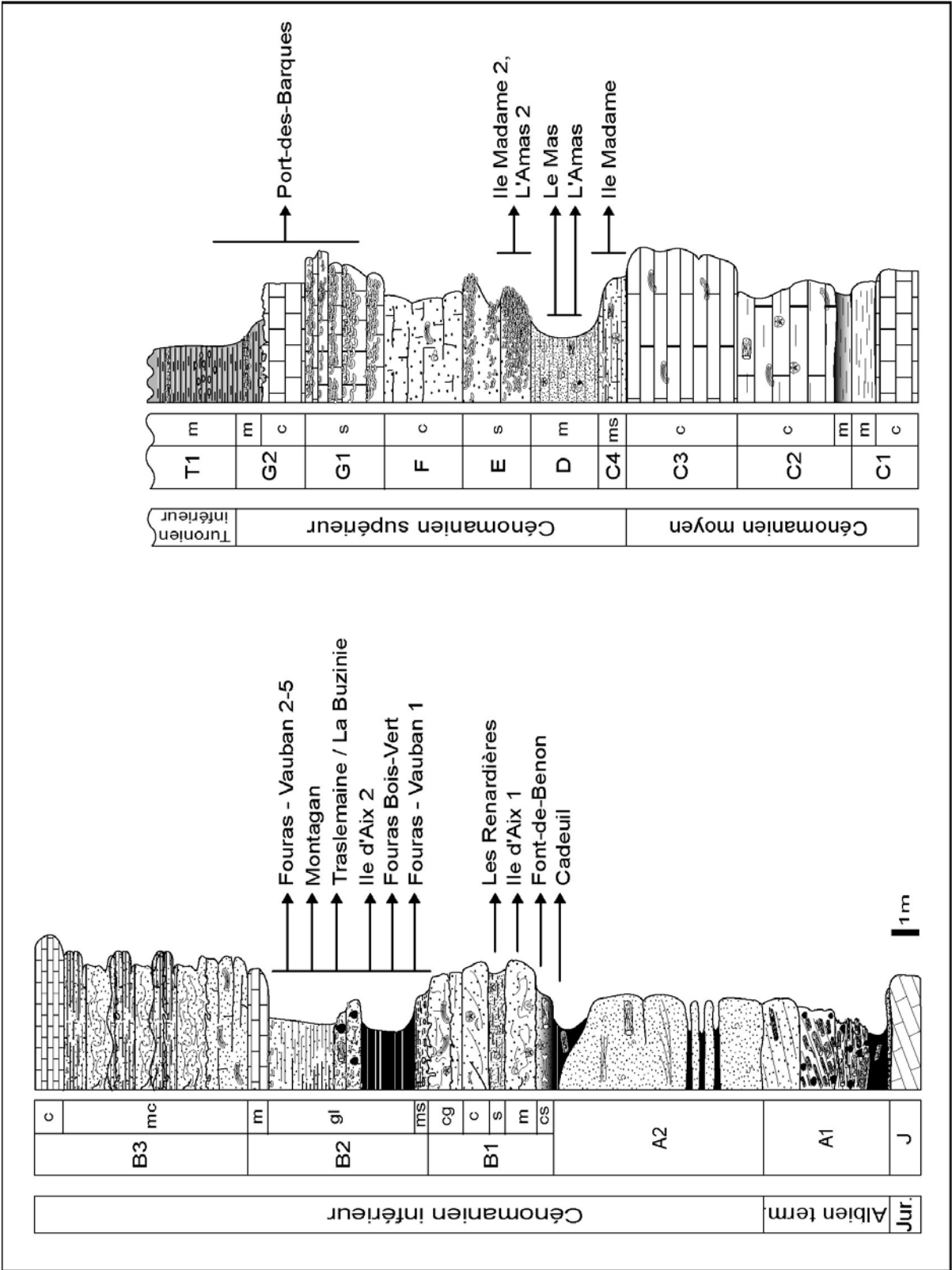


Figure 2.2. Coupe synthétique du Cénomanien des Charentes et position stratigraphique des différents gisements étudiés dans ce travail.

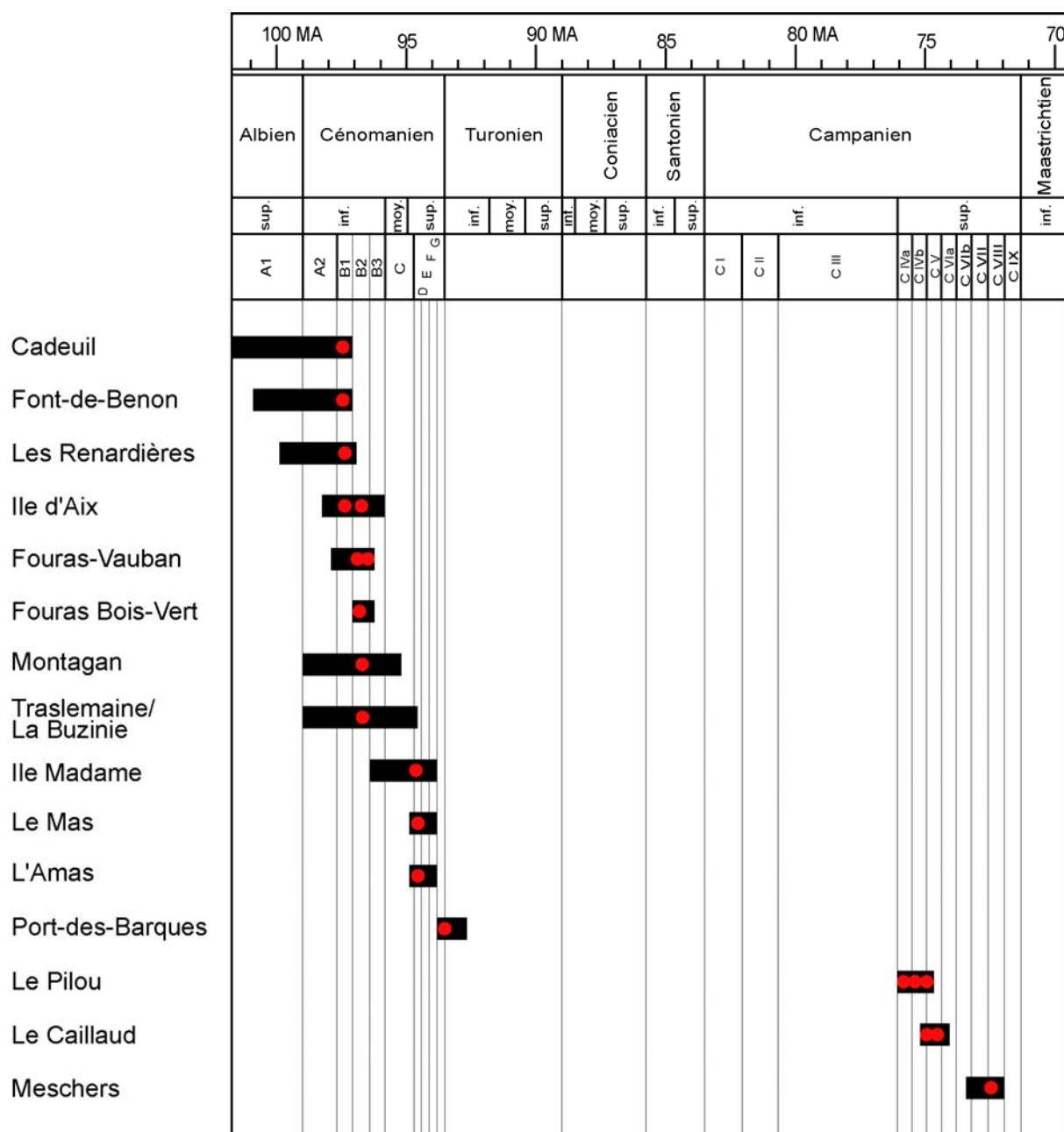


Figure 2.3. Recouvrement stratigraphique et âge des différents gisements étudiés dans ce travail. Les points indiquent la position précise des niveaux à vertébrés au sein de chaque gisement. Les trois localités campaniennes sont ici représentées à titre indicatif, mais seront traitées plus en détail dans le dernier chapitre.

2.2. Les principaux gisements cénomaniens

Carrière de Font-de-Benon (communes d'Archingeay et des Nouillers, Charente-Maritime)

Les faluns du Cénomanien basal charentais s'inscrivent dans une série biodétritique métrique qui surmonte des argiles feuilletées déposées dans un contexte estuarien et qui s'achève par une surface de discontinuité peu marquée. Au-dessus de la série biodétritique contenant les faluns, viennent des bancs calcaires massifs d'ordre métrique, tronqués par une surface durcie et perforée. Dans le gisement de Font-de-Benon, située à une vingtaine de kilomètres à l'est de Rochefort, l'essentiel de la formation sédimentaire visible et exploitée en carrière est une série globalement sableuse entrecoupée de lits argileux centimétriques à métriques. L'un des niveaux argileux de base est riche en lignite et en ambre, une résine fossile qui a fourni un assemblage exceptionnel d'arthropodes (Néraudeau *et al.*, 2002 ; Perrichot, 2004). Ces sables ligniteux (membre A1sl *sensu* Néraudeau *et al.*, 2002) sont datés à leur base de l'Albien terminal et sont surmontés de sables azoïques mal datés (membre A2sm, *ibid*), classiquement rattachés au Cénomanien basal (Moreau, 1993a). Les sables azoïques sont ensuite coiffés d'une série d'argiles feuilletées (A2a, *ibid*) pauvres en macrorestes végétaux et en ambre, mais clairement datées du Cénomanien inférieur par la palynologie (Moreau, 1993c). A leur sommet, de petits lits sableux à gréseux présentent de petites rides de courant. Enfin, au-dessus des argiles feuilletées s'installe une série marine, sableuse à sa base puis biodétritique et coquillière à son sommet (B1c1, *ibid*), qui est datée du Cénomanien basal par les orbitolines du groupe *Orbitolina concava*. Notons que B1c1, terme lithologique induit par Néraudeau *et al.* (2002) puis employé par Vullo *et al.* (2003), correspond ici à la base de la sous-unité calcaréo-sableuse B1cs définie par Néraudeau *et al.* (1997). C'est cette partie biodétritique et coquillière, marquant les premiers faciès marins fossilifères du Cénomanien, qui présente un faciès de type falun pouvant être selon les niveaux particulièrement riche en microrestes de vertébrés (Fig. 2.4). Ce niveau particulier a déjà fait l'objet d'une note préliminaire décrivant les caractéristiques lithologiques et faunistiques de ce faciès (Vullo *et al.*, 2003). Au-dessus, la coupe se termine par des bancs calcaires compacts (B1c2, *ibid*), toujours très riches en macrofaune à leur base, plus pauvres et souvent recristallisés à leur sommet.



Figure 2.4. Vue générale de la partie supérieure de la carrière de Font-de-Benon, montrant une section allant des argiles feuilletées gris-bleu de A2a aux calcaires sommitaux de B1c2. La flèche blanche indique le niveau sableux ayant livré les microrestes de vertébrés (« faluns » de B1c1), épais d'environ 1 m et reconnaissable par sa teinte plus claire.

A Font-de-Benon, la série biodétritique de type « falun » est développée sur environ un mètre d'épaisseur et peut être décomposée en quatre petites unités lithologiques mesurant chacune quelques décimètres d'épaisseur. De légères variations latérales sont notables en ce qui concerne le développement de chacun des niveaux. Il en est de même pour la concentration en coquilles et bioclastes divers. D'un point de vue général, on trouve de bas en haut, d'après Vullo *et al.* (2003) (Fig. 2.5) :

- en contact sur les argiles feuilletées (A2a), la série biodétritique (B1c1) débute par des sables rougeâtres fortement oxydés (B1c1-1) (30 à 50 cm), essentiellement composés d'éléments quartzeux (sables fins et moyens), de débris d'orbitolines et dans une moindre mesure de débris d'huîtres. Les échinodermes y sont rares mais présents. Ce niveau renferme un très riche assemblage microrestes de vertébrés (assemblage FDB1) ;

- quasiment en continuité avec les sables roux précédents, la série passe à des sables fins à moyens (B1c1-2) (30 à 50 cm), jaunes-beiges ou grisâtres, légèrement plus riches en débris coquilliers que le niveau sous-jacent. Les huîtres du genre *Rhynchostreon*, les orbitolines et les fragments d'échinodermes y sont un peu plus abondants. Les restes de vertébrés sont légèrement moins fréquents que dans le niveau précédent (assemblage FDB2) ;

- les sables beiges passent assez brutalement au premier faciès de falun proprement dit, qui apparaît à la fois plus carbonaté, plus coquillier et plus consolidé que les sables des niveaux précédents. Il s'agit de sables calcaires à tendance lumachellique (B1c1-3) (15 à 30 cm), très riches en coquilles de mollusques et en restes d'échinodermes. Les microrestes de vertébrés y sont largement moins fréquents que dans les niveaux sous-jacents. De couleur

blanche ou beige, ces sables calcaires contiennent de grands foraminifères benthiques (*Orbitolina concava*), de petits ostréidés (exogyres de type *Rhynchostreon suborbiculatum* var. *minor*), de nombreux échinides infralittoraux (*Catopygus*, *Coptodiscus*, *Echinogalerus*, *Nucleopygus*), des débris d'astérides (*Caletaster*) ;

- la série biodétritique se termine par un faciès blanc plus cimenté (B1c1-4), d'aspect non coquillier, mais plutôt grenu en raison de l'abondance des petites orbitolines; ce second falun est le plus riche et le plus diversifié en faune marine; il est marqué par la présence d'éléments de grande taille, d'ordre décimétrique, tels que les rudistes *Ichthyosarcolithes triangularis* ou plus rarement les *Sphaerulites foliaceus*, des moules internes de bivalves fouisseurs et des moules internes de gastéropodes de type *Harpagodes*. Il contient également des échinides de grande taille (pour des formes crétacées) comme les *Periaster undulatus*, *Pygurus lampas*, ou *Archiacia gigantea* dont la taille maximale avoisine les 7 à 9 cm.

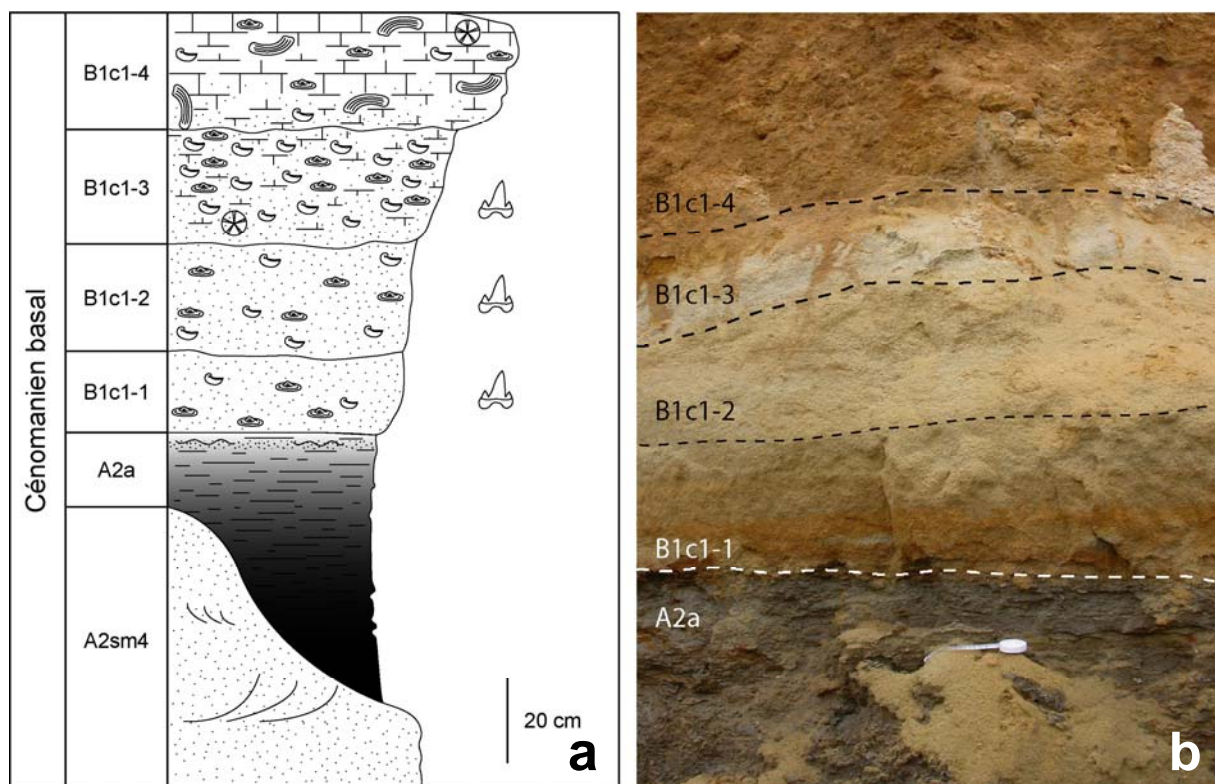


Figure 2.5. a : Coupe stratigraphique de la partie supérieure de la série de Font-de-Benon. b : détail de la coupe montrant le contact entre les argiles de A2a et la série biodétritique de B1c1.

Carrière de Cadeuil (commune de Sainte-Gemme, Charente-Maritime)

La carrière de Cadeuil se situe dans la partie nord du synclinal de Saintes, à environ 20 km au sud de Rochefort. Tout comme à la carrière de Font-de-Benon, cette sablière encore en activité exploite les niveaux de la transition Albien-Cénomaniens, également riche en lignite et en ambre insectifère. Coiffant ces sables estuariens et argiles lagunaires de A, un lambeau de sédiments bioclastiques correspondant aux « faluns » de B1 est localement préservé. Il permet ainsi de reconnaître et de différencier, dans cette zone située plus au sud, les premiers faciès de la transgression du Cénomaniens basal.

A Cadeuil, la succession varie sensiblement par rapport aux quatre unités définies pour la coupe d'Archingeay (Fig. 2.6). Le falun meuble, épais de 30 à 40 cm, repose directement sur une alternance de lits argileux et de niveaux sableux azoïques plus épais et non une formation massive d'argiles feuilletées comme à Archingeay. Les unités 1 et 2 sont réduites chacune à quelques centimètres d'épaisseur, voire absentes par endroit. Elles correspondent en fait à un horizon oxydé au contact des argiles, de couleur rouille, contenant de petites plaquettes argileuses, moins riche en bioclastes calcaires (coquilles), mais plus chargé en sables et graviers. Le falun meuble de Cadeuil correspondrait donc dans sa presque totalité à l'unité 3 d'Archingeay. La fraction fine est surtout composée de silt calcaire issue du fractionnement des huîtres et des orbitolines, et dans une moindre mesure de sables fins, les éléments terrigènes plus grossiers étant rares. L'unité 4 a quant à elle un développement comparable à celui d'Archingeay. Il s'agit de calcaires grossiers, bioclastiques, à cimentation irrégulière (plus faible dans la partie médiane). La faune, abondante et dominée par *Orbitolina*, *Rhynchostreon*, *Ichthyosarcolithes*, est similaire à celle d'Archingeay (Vullo *et al.*, 2003).

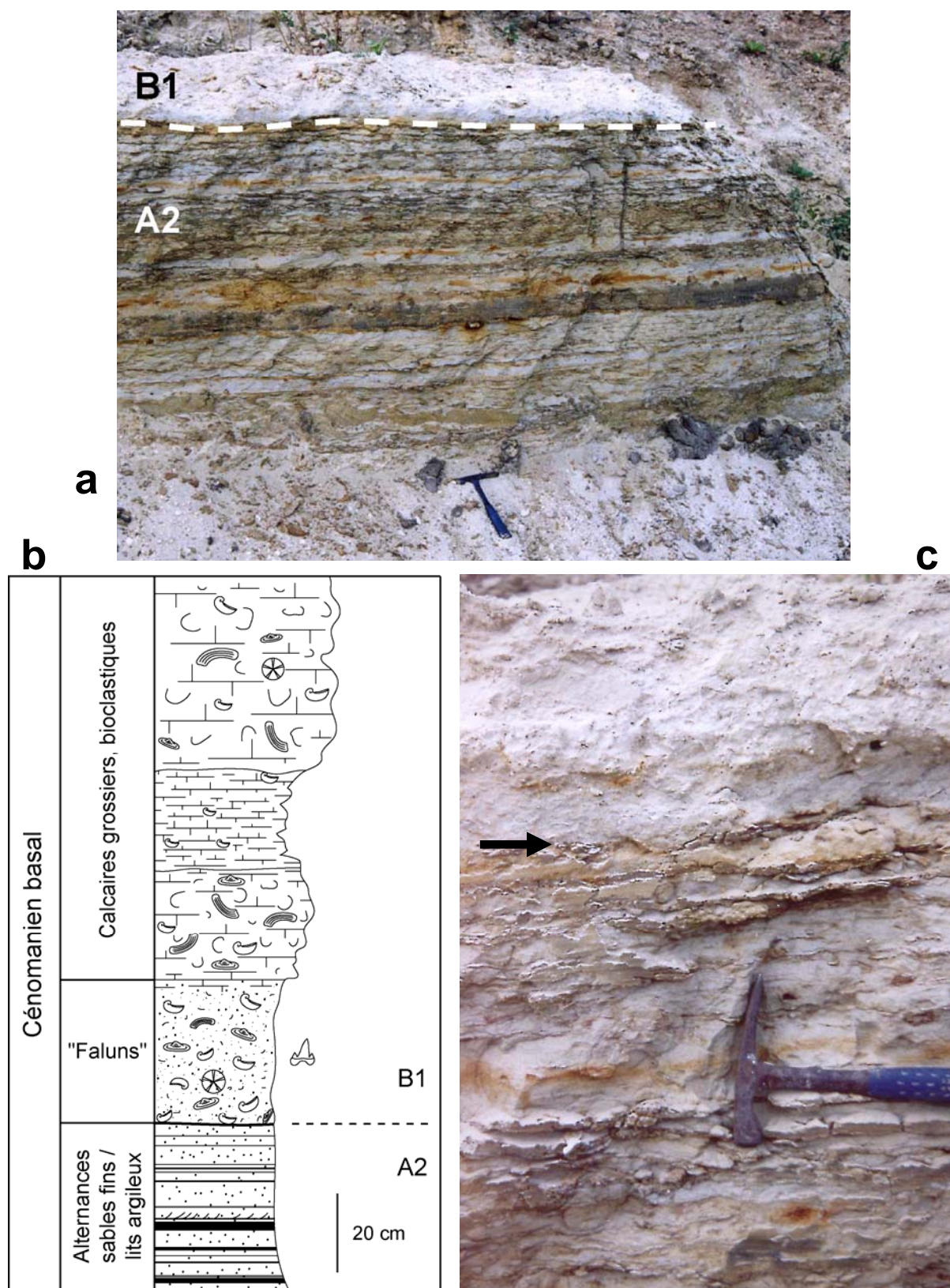


Figure 2.6. a : vue de la partie sommitale du front de taille de la carrière de Cadeuil montrant les premiers dépôts marins (faluns) de la base de B1 reposant sur l'alternance argilo-sableuse de A2. b : Coupe stratigraphique de la partie supérieure de la série de Cadeuil. c : détail de la coupe montrant le contact (flèche) entre les argiles de A2 et la série biodétritique de B1.

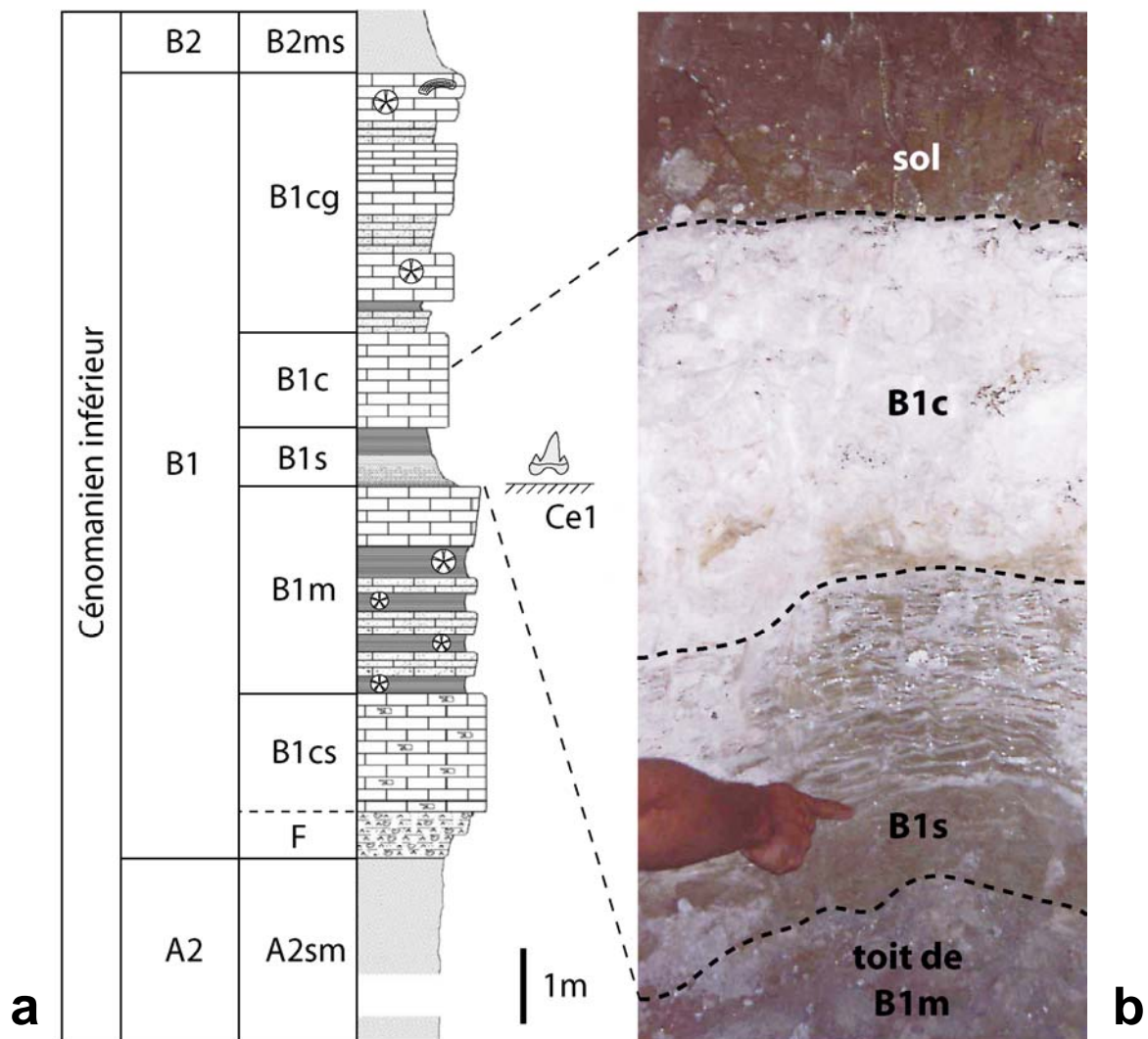
Les Renardières (commune de Tonnay-Charente, Charente-Maritime)

Figure 2.7. a : Coupe stratigraphique de la partie supérieure de la série des Renardières. b : détail de la coupe montrant le niveau argilo-sableux à microrestes de vertébrés (B1s), reposant sur le toit (*hard-ground*) de B1m.

La carrière des Renardières (commune de Tonnay-Charente), aujourd'hui en grande partie remblayée, se situe à proximité du petit village de Lussant. La carrière des Renardières présentait dans les années 1970 à 1980 une série de près de 20 m d'épaisseur avec à la base environ 10-12 m de sables et argiles appartenant à l'unité A et au sommet 6-8 m de faciès carbonatés couvrant l'intégralité de la sous-unité B1 (Fig. 2.7). Le toit de la carrière correspondait à quelques décimètres d'argiles glauconieuses (B2ms) marquant la base de la sous-unité terrigène B2, mais ce niveau, substratum du sol actuel, était massivement repris par

la pédogenèse. La stratigraphie et les particularités paléontologiques de cette série ont été récemment décrites par Néraudeau *et al.* (2005).

La coupe montrait à la base des argiles lignitifères riche en ambre (A1sl-A), en méso- et macrorestes végétaux (cuticules, empreintes), sur 2 m d'épaisseur. Etaient ensuite visibles sur 1-2 m de haut les chenaux sableux du sommet de A1 (A1sl-S) puis sur 4-5m les sables à litages horizontaux de la base de A2 (A2sm). Les sables azoïques de la sous-unité A2 ne montraient quasiment pas d'intercalations argileuses et n'étaient séparés des sables bioclastiques à grandes *Orbitolina concava* et à huîtres (*Rhynchostreon*, *Ceratostreon*, *Rastellum*) des faluns (F) de la base de B1 que par un mince lit ferrugineux.

La suite de la série carbonatée des Renardières montrait successivement 1,5 à 2 m de calcaires recristallisés (B1cs) à pinces de pagures *Protocallianassa*, 2 à 3 m de calcaires silteux et marnes (B1m) à échinides spatangues (Néraudeau & Moreau, 1989) et rares céphalopodes (*Angulithes* sp., bélemnite et ammonite indét.) témoignant du maximum d'inondation de la série. Ces calcaires à échinides étaient tronqués par un hard-ground irrégulier, encroûté et perforé. Une nouvelle séquence de dépôt poursuivait la série avec à sa base un microconglomérat granodécroissant (B1s) développé sur 0,5 à 0,7 m d'épaisseur et terminé par un sable argilo-glauconieux marron-verdâtre (Fig. 2.7b). C'est ce microconglomérat qui a constitué, pendant environ 20 ans (de 1975 à 1995), le plus important gisement de microrestes de vertébrés cénomaniens de France, fortement exploité par les amateurs mais jamais étudié sur le plan sédimentaire et paléoenvironnemental, hormis quelques inventaires systématiques non exhaustifs (Landemaine, 1991; Buffetaut & Pouit, 1994; Buffrénil & Rage, 1993, Cuny *et al.*, 1990). Au-dessus de ce faciès margino-littoral, le retour aux conditions marine était marqué par 2 à 3 m de calcaires compacts (B1c), puis bioclastiques (B1cg), particulièrement fossilifères à leur sommet (brachiopodes, échinides, huîtres, rudistes...), marquant le toit de B1.

Fouras-Vauban (commune de Fouras, Charente-Maritime)

La falaise de Fouras-Vauban permet d'observer la partie médiane du Cénomaniens inférieur, à savoir la partie supérieure de B1, la totalité de B2, et la base de B3. Les sous-unités B1 et B3 sont représentées par des calcaires bioclastiques, riches en faune marine (mollusques, échinodermes). La sous-unité B2 correspond quant à elle à une alternance argilo-sableuse, traduisant des faciès plus proximaux, littoraux, estuariens ou lagunaires.

Différents horizons ont été échantillonnés au sein de cette sous-unité, et on distingue en fait plusieurs niveaux renfermant des assemblages de microrestes de vertébrés, numérotés de 1 à 5 sur la Figure 2.8.

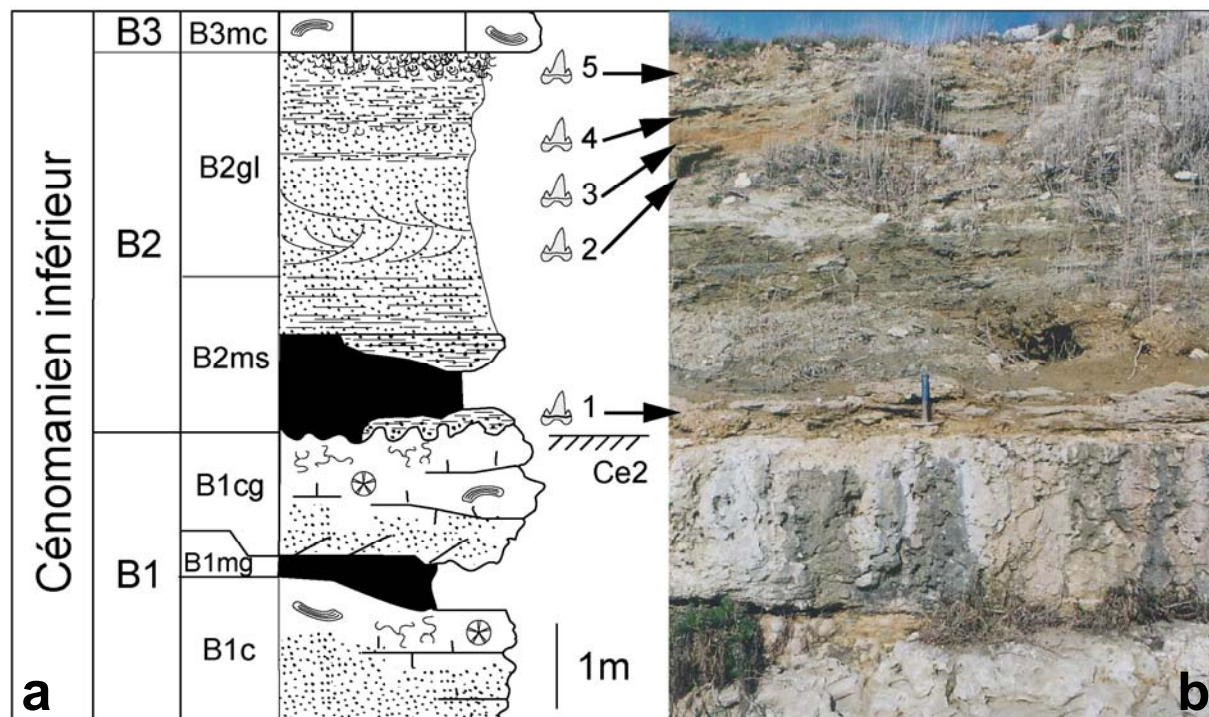


Figure 2.8. a : Coupe stratigraphique de la partie supérieure de la série de la falaise de Fouras-Vauban. b : Partie de la falaise montrant la succession des sous-unités B1, B2 et B3. Le niveau argilo-sableux à microrestes de vertébrés (B2ms), reposant sur le toit (*hard-ground*) de B1cg, se trouve au niveau du marteau.

- niveau 1 : c'est à l'extrême base de la sous-unité B2 (B2ms *sensu* Néraudeau *et al.*, 1997) que se trouve la principale lentille argilo-sableuse ayant livré l'assemblage (FVA1) le plus diversifié (Vullo *et al.*, 2005). Ce niveau lenticulaire repose directement sur la surface durcie et perforée (toit de B1cg *sensu* Néraudeau *et al.*, 1997) marquant le sommet de la sous-unité B1. Ce « *hard ground* » correspond à la limite de séquence Ce2 définie par Néraudeau *et al.* (1997). La lentille fossilifère de Fouras-Vauban, épaisse de quelques décimètres, s'étend latéralement sur une vingtaine de mètres. Il s'agit d'une masse argilo-sableuse englobant de nombreuses concrétions encroûtantes (calcrètes ou rhodolithes ?) développées à partir du « *hard ground* ». La fraction granulométrique allant des éléments grossiers (compris entre 0,5 et 2 mm) aux éléments graveleux (>2 mm) est non négligeable avec plus d'un quart du sédiment (respectivement 15,4% et 11,2%). Les grains sont anguleux à sub-anguleux, peu luisants et mal classés, caractéristiques d'un sable fluvatile. Le niveau présente par endroit à

sa base une forte induration, formant quelques passées gréseuses. La couleur ocre à rousse du sédiment témoigne d'une importante oxydation, marquée par la présence de nombreuses petites concrétions ferrugineuses et de bois limonitisé (*Agathoxylon*) (détermination V. Perrichot et M. Philippe, 2004). Enfin, cette couche contient d'abondants petits débris de coquilles d'huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum* et *Ceratostreon flabellatum*), d'échinodermes (crinoïde *Isocrinus*, astéride *Caletaster* et échinide *Temnocidaris*), ainsi que des galets phosphatés centimétriques, correspondant pour la plupart à des coprolithes (présence à l'intérieur de débris divers d'ostéichthyens : écailles, vertèbres...).

- niveau 2 : ce niveau (environ 80 cm) constitue à Fouras-Vauban la base de la série glauconieuse B2gl. Il est constitué de sables fins à moyens, verdâtres. Les fractions argileuses et silteuses sont pratiquement nulles. A l'affleurement, l'érosion laisse apparaître une nette stratification oblique, ainsi que de petits lits plus grossiers contenant de petit débris de coquilles de *Rhynchostreon suborbiculatum*.

- niveau 3 : dans la continuité du niveau précédent, ce niveau (environ 60 cm) présente les mêmes particularité faciologiques. Ces sables montrent en revanche une couleur rougeâtre. Les niveaux 2 et 3 n'ont été que très peu échantillonnés du fait de leur inaccessibilité due aux éboulis.

- niveau 4 : ce niveau de sables verdâtres (environ 40 cm), similaire aux deux précédents, termine cet ensemble, médian au sein de B2, et est constitué de sables à stratifications obliques (Fig. 2.9). Il est surmonté par un banc repère décimétrique blanc, décalcifié. L'assemblage de vertébrés y est assez riche (assemblage FVA4)

- niveau 5 : ce dernier niveau (environ 40 cm) correspond à la partie terminale de B2, située juste sous le premier banc carbonaté de B3. Il s'agit d'une lumachelle constituée de *Rhynchostreon suborbiculatum* de taille moyenne, à matrice silteuse ocre, contenant de nombreux débris de vertébrés (assemblage FVA5). La lumachelle est surtout développée dans les 20 derniers centimètres. La fraction sableuse et les graviers, bien que minoritaires, sont assez importantes.



Figure 2.9. Partie supérieure de la falaise de Fouras-Vauban, montrant en détail les niveaux glauconieux de la sous-unité B2 (niveaux 2 à 5).

Fouras Bois-Vert (commune de Fouras, Charente-Maritime)

Situé à quelques centaines de mètres au nord-ouest de la falaise de Fouras-Vauban, le gisement de Fouras Bois-Vert présente une série lithologique sensiblement différente, témoignant d'une légère variation latérale de faciès entre les deux sites (Fig. 2.10). A Fouras Bois-Vert, la base de la sous-unité B2 (B2ms) est constituée d'argile grise feuilletée, dans laquelle s'intercalent des remplissages de chenaux contenant soit des accumulations de bois et ambre (Ch.1), soit des macrorestes de vertébrés (Ch.2). De fines lentilles gréseuses (riches en ostréidés, *Arca*, *Cardium*, gastéropodes, débris de vertébrés) ou sableuses apparaissent localement sous ces accumulations. Ces dépôts se situent au niveau de l'estran et sont presque constamment masqués par une épaisse couche de vase. Leur observation fut temporairement possible après la tempête de décembre 1999, après avoir été bien dégagés par l'action des vagues. L'étude détaillée de ces deux types remarquables de dépôts lenticulaires (Ch.1 & 2) a été réalisée par Néraudeau *et al.* (2003).

Le premier système de chenaux (Ch.1) est composé de trois lentilles apparentes sur l'estran. Il s'agit de véritables amas de lignite, dans lesquels se trouvent dispersés quelques morceaux d'ambre (Fig. 2.10c). De taille généralement décimétrique, avec un maximum de 40 cm, les fragments de lignite sont pour la plupart compactés. Leur morphologie bien conservée traduit un transport relativement court depuis la source végétale jusqu'au lieu d'accumulation et d'enfouissement. Des traces fossiles d'attaques par des insectes xylophages

(coléoptères) sont visibles en surface. L'analyse de ces bois ligniteux au MEB a permis d'identifier quatre taxons distincts : trois conifères (*Agathoxylon*, et dans une moindre mesure, *Podocarpoxylon* et *Brachyoxylon*) et une Ginkgoale (*Ginkgoxylon*) représentée par un unique échantillon (Néraudeau *et al.*, 2003). L'ambre, présent en assez faible quantité (environ 500 g), est préservé plutôt sous forme de coulées que sous forme de galets roulés. Ceci indique la relative autochtonie de cette résine. Un morceau d'ambre translucide a livré treize insectes (diptères, hyménoptère, homoptère) (Néraudeau *et al.*, 2003). Enfin, de nombreuses coquilles pyritisées de l'huître paralique *Acutostrea lingularis* sont mêlées aux fragments de bois (Videt & Platel, 2005). De rares restes de vertébrés sont présents dans la base sableuse de ces lentilles de bois.

Le second chenal (Ch.2) d'argiles glauconieuses correspond donc au niveau ayant livré la quasi-totalité des restes de vertébrés, présents sous forme de restes pluricentimétriques. Environ 130 éléments ont été récoltés à ce jour, correspondant en grande majorité à des plaques plus ou moins fragmentaires de carapaces de chéloniens (Solemydidae) (Fig. 2.10d). A l'exception d'un os long (ulna) complet et d'une épiphyse (extrémité distale d'un tibia), les autres pièces sont principalement des fragments de diaphyses attribuables à divers dinosaures (ornithopodes, théropodes, sauropodes ?) et à des ptérosaures. Les ophidiens sont représentés par quelques vertèbres de *Simoliophis rochebrunei*. On note aussi la présence de rares dents de sélaciens (*Cretodus semiplicatus*, *Carcharias amonensis*) et d'actinoptérygiens (*Enchodus* sp.). Contrairement aux autres gisements charentais caractérisés par des assemblages de microrestes, l'assemblage de Fouras Bois-Vert est formé d'éléments de taille relativement grande (mésos- et macrorestes). Des macrorestes de végétaux sont aussi présents de façon éparse, notamment un tronc lignité d'environ 3 mètres de long, en position horizontale (Fig. 2.10b). La morphologie de ce dernier est bien conservée, et aucune usure intensive n'indique un transport ou un long séjour en mer avant enfouissement. Comme pour les fragments de Ch.1, des traces laissées par des insectes xylophages sont présentes. Les structures internes, bien préservées, ont permis d'attribuer ce tronc à *Agathoxylon gardoniense* (famille des Araucariacées), conifère très fréquent dans les niveaux albi-cénomaniens de la sous-unité A1 (notamment à Font-de-Benon) (Néraudeau *et al.*, 2002). Enfin, d'un point de vue sédimentologique, on peut noter l'absence de figures caractéristiques d'écoulements oscillatoires ou de marées dans les argiles glauconieuses.

L'accumulation clastique à lignite, ambre et vertébrés de Fouras-Bois Vert est lenticulaire, isolée dans une masse d'argile homogène et dépourvue de continuité latérale. Elle ne s'intègre pas dans un motif récurrent suggérant une variation de vitesse de préservation. Il

s'agit donc d'un processus autocyclique de dépôt, c'est-à-dire quasi-instantané à l'échelle des temps géologiques. La faible condensation qui affecte ces lentilles plaide en faveur d'un assemblage continental dont les différentes composantes seraient contemporaines, les bois, insectes et reptiles étant issus d'un contexte paléoenvironnemental relativement limité (domaine estuarien).

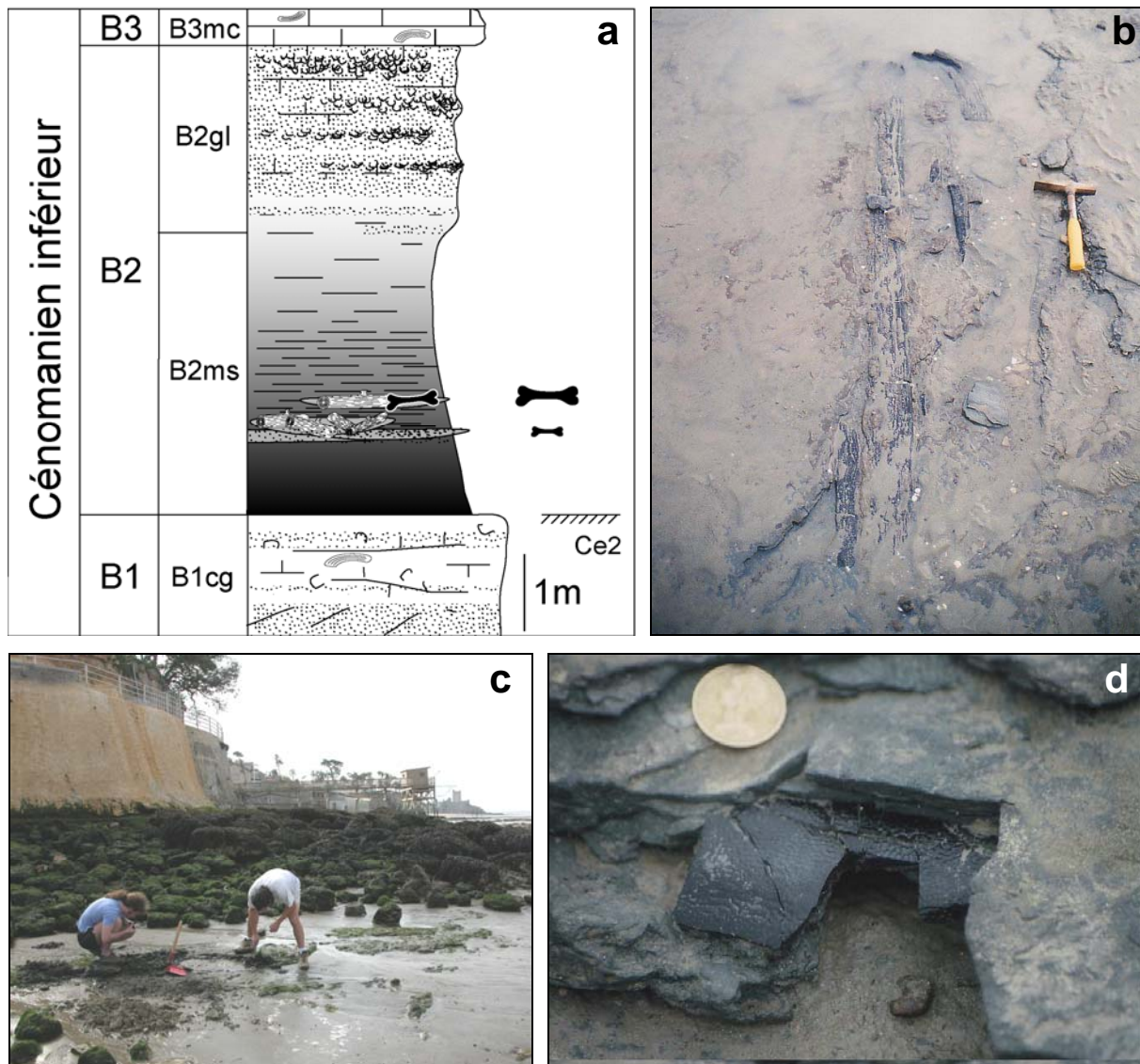


Figure 2.10. a : Coupe stratigraphique de la série présente sur l'estran et la falaise de Fouras Bois-Vert. b : tronc ligniteux d'environ 3 m observé dans le chenal Ch.2 contenant les macrorestes de vertébrés. c : vue générale de l'affleurement au niveau de l'estran, montrant la lentille à accumulation de bois lignité (Ch.1). L'envasement, les blocs éboulés et la falaise emmurée rendent difficile l'exploitation de ce gisement. d : fragment de carapace de tortue en place dans les argiles du chenal à vertébrés.

La partie médiane et supérieure de B2, constituée de 3 à 4 m d'argiles et de sables glauconieux, n'est désormais plus visible, la falaise étant emmurée depuis 2001. La fin de la coupe diffère de celle de Fouras-Vauban par la partie supérieure de B2 nettement plus carbonatée, plus riche en lumachelles d'huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum*, *Ceratostreon flabellatum*), dépourvue de stratifications entrecroisées et se terminant par une assise calcaréo-gréseuse plus ou moins développée (0,5 à 1 m) (B3mc).

Ile d'Aix (Pointe St-Eulard et Bois Joly) (Charente-Maritime)

Le littoral de l'Ile d'Aix permet l'observation de l'ensemble du Cénomanién inférieur, des argiles de A2 jusqu'aux barres carbonatées à rudistes de B3 (Fig. 2.11). Les sous-unités B1 et B2 y présentent quelques niveaux à vertébrés qui, sans constituer de véritables accumulations bien diversifiées, méritent néanmoins d'être décrits afin de les comparer aux autres sites.

Au niveau de la falaise de la Pointe St-Eulard, l'affleurement permet d'observer le sommet de la sous-unité A2, présentant des argiles gris-bleu en plaquettes (3 à 4 m sans que la base soit visible). Observables uniquement à marée basse, ces argiles contiennent de nombreux petits nodules de pyrite, ainsi que de rares petits morceaux de lignite. La base de l'unité B est ici caractérisée par la présence d'un banc métrique argilo-gréseux grisâtre, à petites bioturbations. L'étude de la variation latérale de ce banc indique qu'il s'agit du pied d'une barre progradante. Ce niveau recèle une assez grande quantité de restes de vertébrés, représentés surtout par des fragments pluricentimétriques de carapaces de tortues, auxquels s'ajoutent quelques vertèbres de *Simoliophis* et des dents de poissons. Les huîtres y sont également abondantes (*Ceratostreon flabellatum*, *Pycnodonte vesicularis*). Le banc suivant correspond à des calcaires gréseux grossiers jaunes riches en petits grains de quartz, bioclastiques, très bioturbés (terriers de type *Thalassinoides*) et sans aucune figure sédimentaire dans leur moitié inférieure (environ 2 m). Ces deux derniers banc gréseux peuvent être rapportés à la sous-unité B1cs. Au-dessus viennent des sables moyens à grossiers jaunes, bioclastiques (nombreux débris de foraminifères, de lamellibranches, d'échinides et de pinces de *Protocallianassa*) (environ 0,5 m). Ce niveau moins induré contient quelques débris de vertébrés mal préservés (petits fragments d'os et dents de poissons roulés). La sous-unité B1 se termine par des calcaires bioclastiques grossiers mieux classés que les précédents, présentant des mégarides surlignées par de petits lits argileux. Celles-ci se forment sous

l'influence tidale, tout comme les autres barres bioclastiques sous-jacentes. Cet ensemble B1, marqué par plusieurs surfaces indurées dues à des arrêts de sédimentation et montrant des perforations de lithophages, se développe donc au sein d'un environnement peu profond et relativement agité.

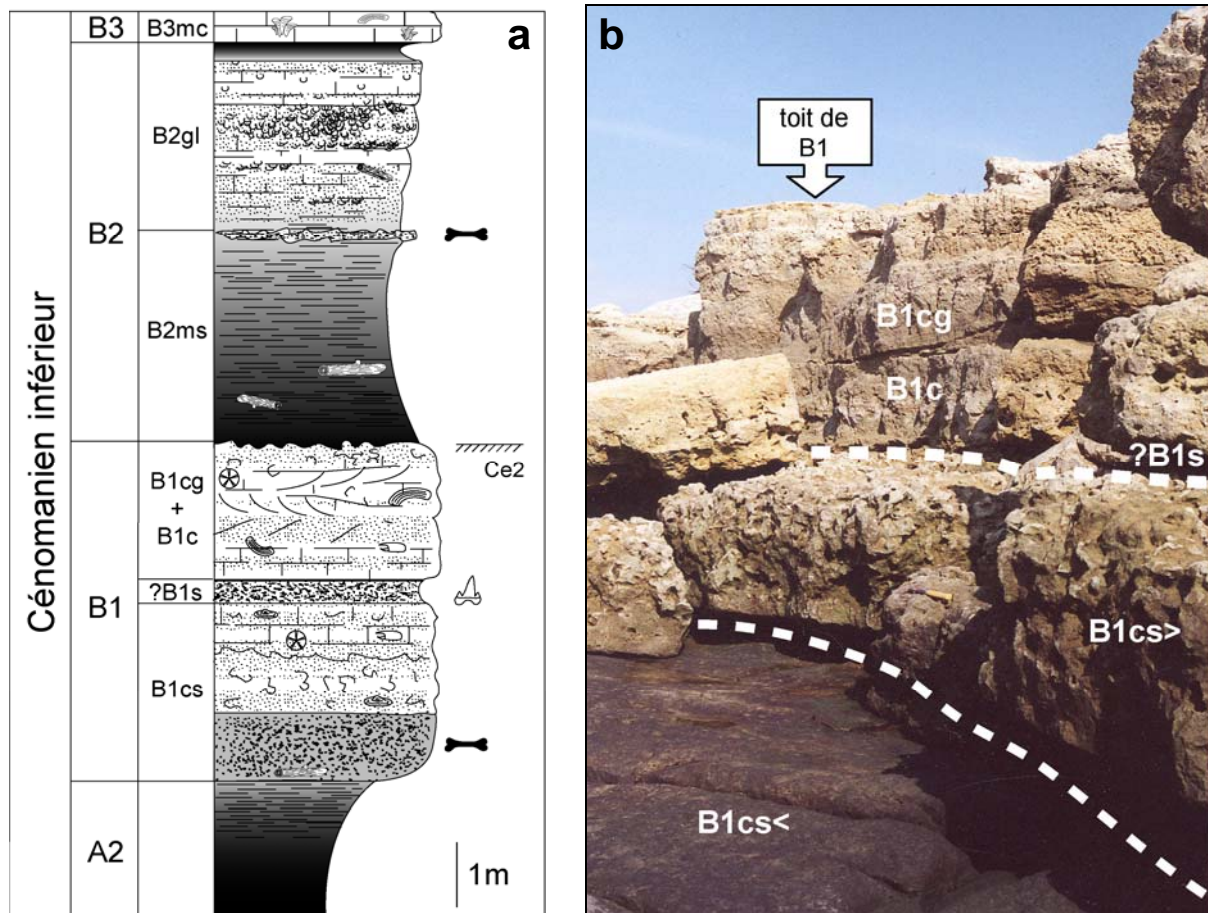


Figure 2.11. a : Coupe stratigraphique de la partie médiane de la série observable sur le littoral nord de l'île d'Aix, et position des trois niveaux ayant livré des restes de vertébrés. b : affleurement au niveau de la Pointe St-Eulard montrant les différents niveaux de B1.

Sur le *hard ground* marquant le toit de B1 se développe la série argilo-gréseuse glauconieuse de B2. Cet ensemble affleure au niveau de l'estran de l'anse de Bois Joly, mais demeure souvent masqué par le sable et la vase. Sa puissance est estimée d'après sondage à environ 6 mètres. Il débute par 2 à 3 mètres d'argiles grasses bioturbées dans lesquelles s'intercalent de minces feuillets glauconieux. Ces argiles renferment quelques portions métriques de troncs d'Araucariacées. A leur sommet se trouve un petit banc de grès glauconieux d'épaisseur variable (5 à 10 cm), riche en graviers et extrêmement bioturbé. Celui-ci contient de nombreux débris centimétriques de bois lignitisé, ainsi que des petits

fragments d'os (carapace de tortue) et des dents de poissons. Ce banc gréseux pourrait correspondre latéralement à celui présent à Fouras Bois-Vert sous les chenaux à bois et vertébrés (Néraudeau *et al.*, 2003). Très difficilement observable en place, ce niveau est le plus souvent échantillonné sous forme de petits blocs décimétriques échoués sur la plage. Les trois derniers mètres de B2 sont ensuite représentés par trois ensembles d'épaisseurs égales. Le premier forme un corps marno-gréseux gris-bleu, glauconieux, riche en *Rhynchostreon suborbiculatum* et en lignite. Quelques petits morceaux d'ambre sont également présents. Le banc suivant est plus clair, plus carbonaté et enrichi en glauconie. Les *Rhynchostreon suborbiculatum* y forment une véritable lumachelle. Enfin, des calcaires à térébratules forment le dernier banc, surmontés et séparés de la base de B3 par un mince niveau argileux azoïque.

A l'Ile d'Aix, la sous-unité B2 ne traduit pas un environnement estuarien aussi marqué qu'à Fouras Bois-Vert (développement de térébratules), mais reste cependant sous forte influence continentale pour sa partie inférieure.

Montagan (commune de Mainxe, Charente)

Ce gisement correspond à un affleurement remis au jour lors de travaux routiers entrepris au printemps 2005, et situé au niveau de la côte de Montagan, au sud de Jarnac (commune de Mainxe ; carrefour des routes NP141 et N736). Suite à une première série de travaux réalisée en 1987, cette coupe avait déjà pu être décrite par Moreau (1993a) sous le nom de « coupe de la déviation de Jarnac » (Fig. 2.12). A l'origine, Coquand (1858) décrit cette série dans le secteur de Montagan. Si la succession des différentes unités reconnue par cet auteur est dans l'ensemble compatible avec nos observations, les puissances indiquées sont quant à elles plus importantes. Cela peut être dû à une exagération de la part de Coquand, ou bien à des variations latérales. A cet endroit, le Cénomaniens repose sur les marnes versicolores, grises à violacées, à passées silteuses, attribuées au faciès purbeckien (Tithonien-Berriasien) et visibles ici sur une dizaine de mètres. Au sommet de cet ensemble argileux, les premières couches cénomaniennes correspondent à quelques décimètres de calcaires bioclastiques en plaquettes, séparés des marnes purbeckiennes par un mince lit d'argile verdâtre (unité A ?). Ces calcaires bioclastiques en plaquettes évoluent vers des calcaires jaunâtres grenus, poreux, riches en nérinées et en rudistes du genre *Caprina*. L'épaisseur de ces calcaires est très variable, allant de deux à cinq mètres. Cet ensemble carbonaté peut-être attribué à la sous-unité B1. Les cuvettes formées par l'érosion des

calcaires ont été par la suite comblées lors de la mise en place de la sédimentation terrigène détritique correspondant à la sous-unité B2. La structure lenticulaire de cet ensemble, épais au maximum de 4 mètres et se biseautant latéralement, est bien visible. Ces sables verts glauconieux, principalement fins à très fins, contiennent une faible fraction plus grossière (sables moyens à grossiers et rares graviers). On note la présence ponctuelle de passées plus gréseuses, ainsi que de minces feuillets argileux. Ce niveau, caractérisé par une très forte oxydation, est localement riche en bois limonitisé. Les restes d'invertébrés, presque totalement dissous, sont pratiquement absents (rares débris de coquilles).

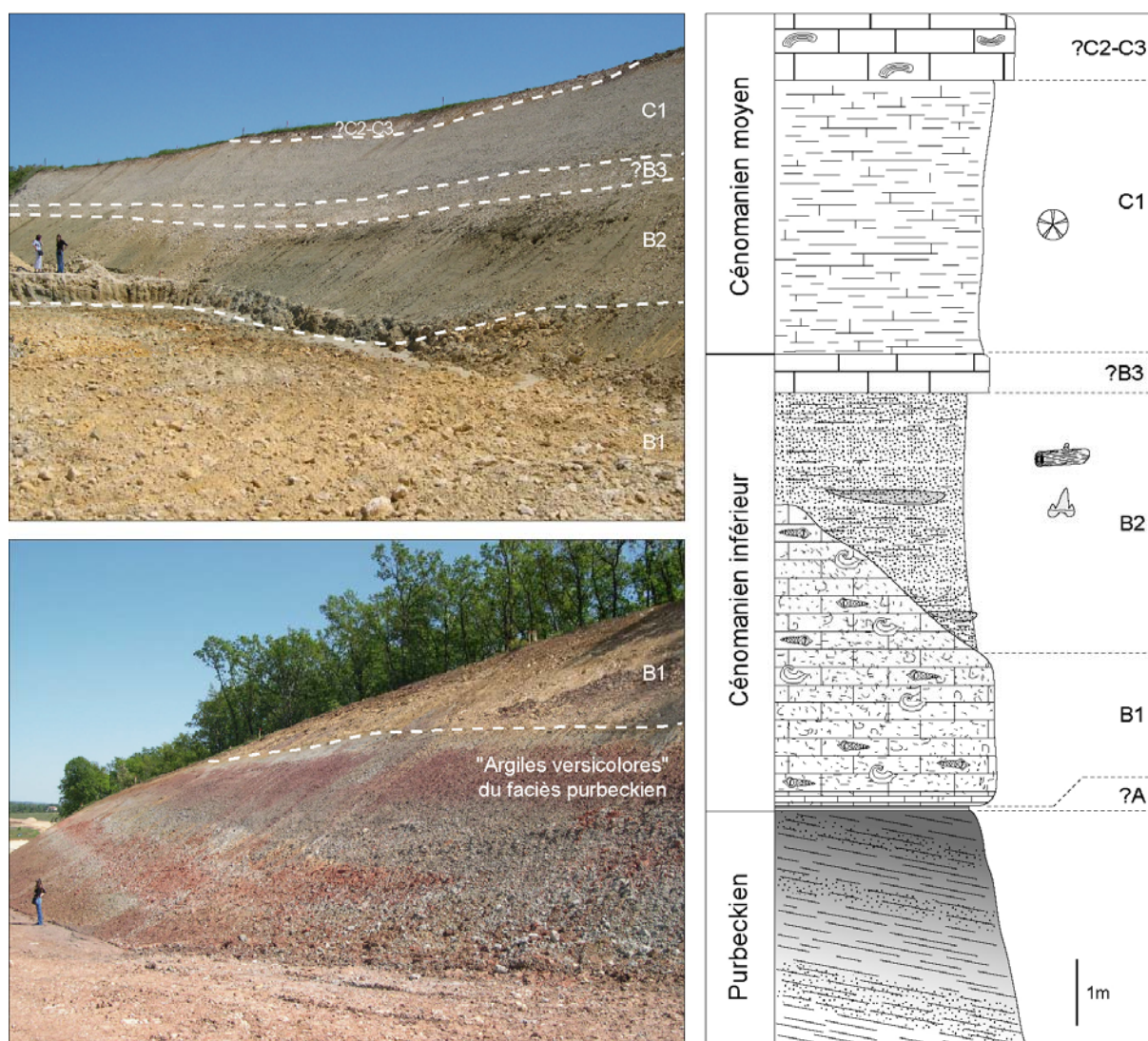


Figure 2.12. Coupe observée au niveau de la côte de Montagan (Maine), montrant le contact entre les « marnes versicolores » du faciès purbeckien et le Cénomanien.

Les sables verts sont surmontés par une assise calcaire métrique, difficilement observable à l'affleurement. Celle-ci semble encore appartenir au Cénomanien inférieur

(sous-unité B3 ?) (Moreau, 1993a). Le Cénomaniens moyen est ensuite représenté par des calcaires argileux feuilletés, blanchâtres, riches en échinides spatangues (*Mecaster*). Il pourrait s'agir de la sous-unité C1. Enfin, des calcaires bioclastiques et graveleux grossiers à rudistes (*Ichthyosarcolites*) apparaissent localement au sommet de la coupe (sous-unités C2-C3 ?).

Traslemaine et La Buzinie (Les Chauvauds, commune de Champniers, Charente)

Ce gisement a été mis au jour à l'automne 2004, lors des travaux réalisés pour la déviation des Chauvauds. La butte-témoin des Chauvauds, située à environ 5 km au nord-est d'Angoulême, se trouve sur la commune de Champniers. Les travaux ont entaillé cette petite colline selon un axe nord-sud, traversant ainsi les dépôts cénomaniens reposant en discordance sur le Kimméridgien supérieur. Aux lieux-dits de Traslemaine et de la Buzinie, la coupe montre un fort développement des « Grès Verts » des anciens auteurs (Archiac, 1851 ; Coquand, 1856). Ces sables et grès glauconieux du domaine oriental sont attribués au Cénomaniens inférieur et correspondent d'après Moreau (1993a, 1996) à l'ensemble de l'unité lithologique B établie en Charente-Maritime (domaine occidental), sans qu'aucune des sous-unités B1 à B3 ne puisse y être différenciée par cet auteur. Cette formation des « Grès Verts » est un complexe de dépôts lenticulaires, terrigènes, de 8 à 10 m d'épaisseur.

Aux Chauvauds, le substratum jurassique est légèrement déformé, formant une sorte de cuvette (microsynclinal). Le fond de cette dépression est comblée par des argiles noires (unité A indifférenciée), présentant localement des accumulations de lignite et d'ambre (lieu-dit la Buzinie). Au niveau de la coupe de Traslemaine (Fig. 2.13), cette lentille argileuse se biseaute sur le paléorelief formé par les couches jurassiques, pour se réduire finalement à un mince lit (quelques mm) d'argiles verdâtres. Le Kimméridgien et l'unité A sont surmontés par un banc métrique de calcaires bioclastiques roses-orangés, cristallins, pauvres en fossiles (coraux solitaires, gastéropodes), attribués à la sous-unité B1. Ceux-ci sont observables sur le talus ouest, alors qu'ils se biseautent au niveau du talus est, situé à une trentaine de mètres. La partie supérieure de la coupe correspond ensuite à l'ensemble détritique des « Grès verts », constitué en fait d'une alternance de sables fins à grossiers, grès, argiles glauconieuses (sous-unité B2). Les grès et sables présentent des stratifications obliques et entrecroisées, témoignant d'un milieu de haute énergie. Ils contiennent, surtout vers la base, de très nombreux débris d'huîtres empilées leur donnant un aspect feuilleté.

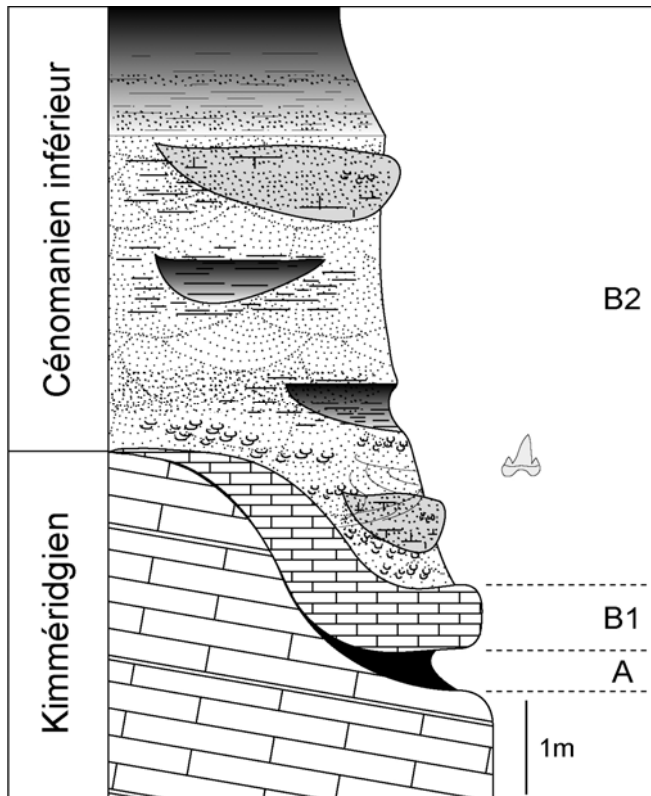
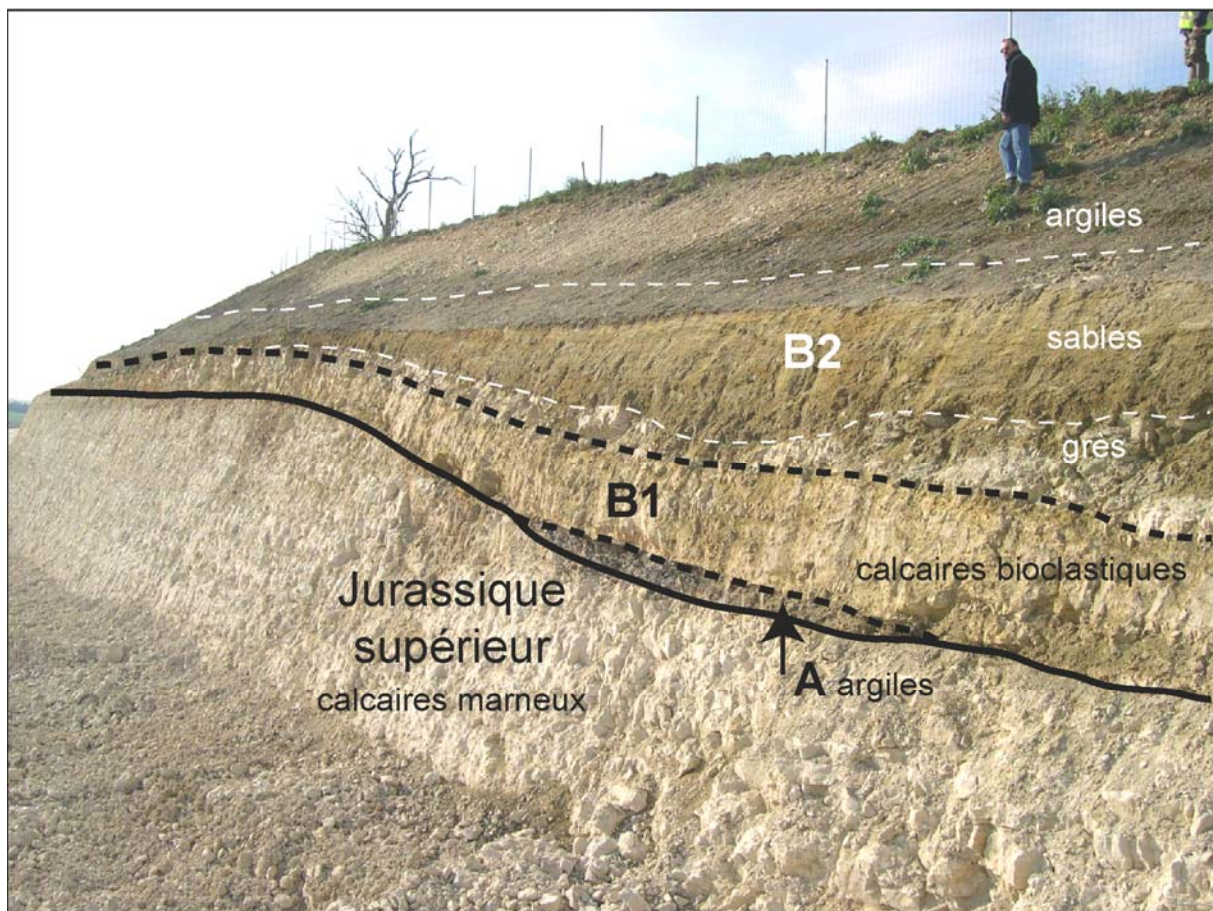


Figure 2.13. a : Coupe stratigraphique de la série observable au lieu-dit de Traslemain (déviation des Chauvauds, Champniers). b : Coupe observée au lieu-dit de Traslemain (talus ouest, travaux de la déviation des Chauvauds, Champniers), montrant le contact entre le Jurassique et le Cénomanien. Les calcaires du Kimméridgien y forment un véritable paléorelief, sur lequel s'appuient en discordance de onlap les dépôts paraliques mis en place à l'amorce de la transgression cénomaniennne. Les argiles basales de l'unité A y sont réduites à une petite lentille. La sous-unité B2 est composée de passées gréseuses à sa base, surmontées par des sables et des argiles. Des variations latérales de faciès se produisent de part et d'autre de l'affleurement illustré ici, avec l'existence de lentilles gréseuses et argileuses.

▲ a

b ▼



A la Buzinie, une variation latérale de faciès a pu être observée (Fig. 2.14). En effet, les dépôts de la sous-unité B2 montrent un faciès sensiblement différent, conglomératique, plus argileux et caractérisé par de nombreux lithoclastes pluricentimétriques (galets et blocs calcaires issus du banc de B1 sous-jacent) plus ou moins encroûtés par les sables verts. Les gros graviers de quartz sont également plus abondants. De plus, la présence de feuillets d'argiles noires et de lignite témoignent d'un milieu plus réducteur qu'à Traslemaine (excepté la base qui est oxydée). La faune, de composition pratiquement identique, est constituée d'éléments légèrement plus roulés. La microfaune (dents infra-millimétriques) semble en grande partie non préservée.



Figure 2.14. Coupe observée au lieu-dit de la Buzinie (talus ouest, travaux de la déviation des Chauvauds, Champniers), montrant le faciès conglomératique à matrice argileuse de la sous-unité B2, oxydé à sa base au contact de B1 (marteau).

Ile Madame (Le Puits des Insurgés) (commune de Port-des-Barques, Charente-Maritime)

L'Ile Madame, correspondant en fait à une presqu'île de 75 ha rattachée à marée basse au continent (commune de Port-des-Barques), se situe à l'embouchure de la Charente. Elle présente l'une des coupes les plus complètes du Cénomaniens charentais. Son littoral (estrans et falaises) permet en effet l'observation d'une grande partie de l'étage, depuis la sous-unité B3 (Cénomaniens inférieur) au sud de l'île jusqu'à l'unité F (Cénomaniens supérieur) au nord (toutes deux représentées par des calcaires bioclastiques à rudistes), en passant par les calcaires marneux péri-récifaux de l'unité C (Cénomaniens moyen) (Videt, 2004). Cependant,

la présence de vertébrés reste très localisée. Ainsi, les niveaux concernant la présente étude se limitent aux tous premiers mètres constituant la base du Cénomanien supérieur (C4 et D), visibles au lieu-dit « Le Puits-des-Insurgés » (Fig. 2.15).

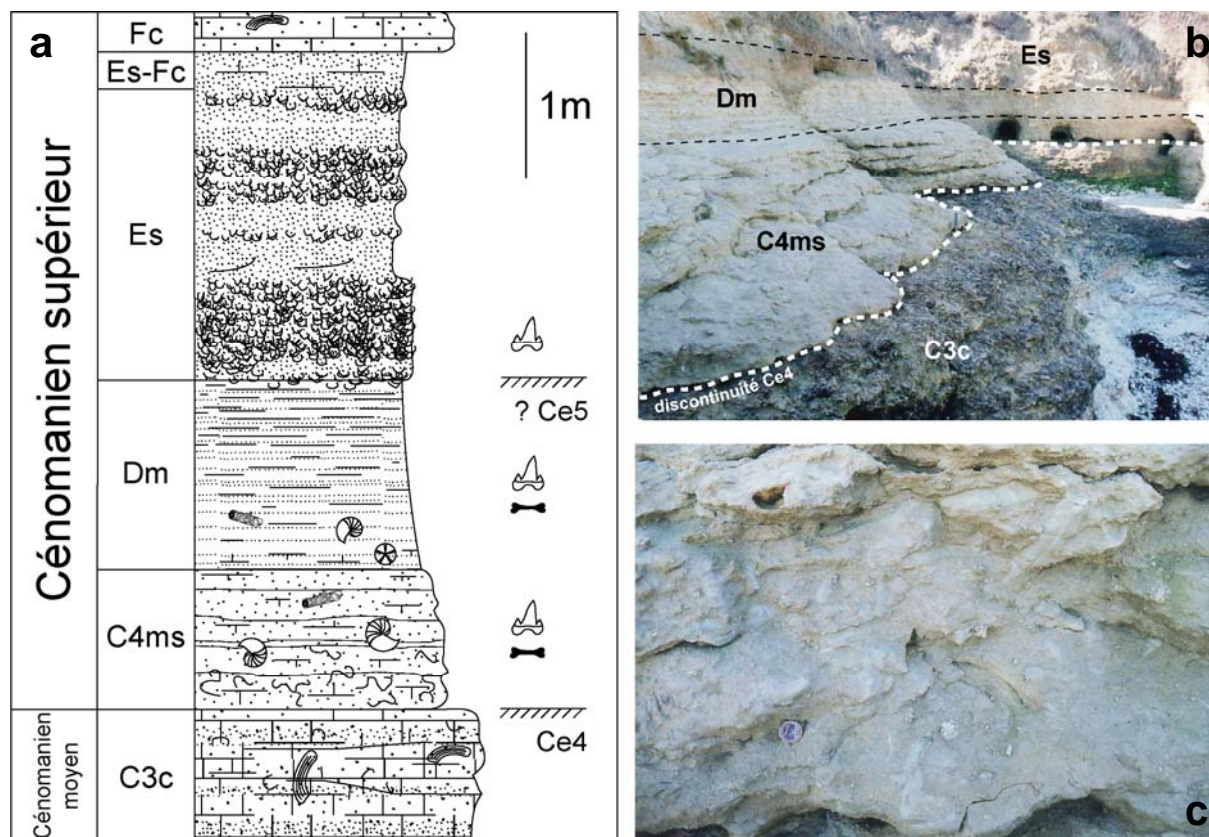


Figure 2.15. Coupe observée au lieu-dit du « Puits-des-Insurgés » (Ile Madame) (a), montrant le passage du Cénomanien moyen au Cénomanien supérieur, délimité par la discontinuité Ce4 (b). Calcaires et marnes silteuses de la base de la sous-unité C4ms fortement bioturbés par des terriers de type *Thalassinoides* (c).

Il s'agit d'un ensemble de calcaires et marnes silteuses, épais d'environ 2 m et reposant sur le toit de l'unité C3c. La limite entre ce dernier niveau et la sous-unité C4ms (discontinuité Ce4 *sensu* Néraudeau *et al.*, 1997) marque le passage entre le Cénomanien moyen et supérieur. Les vertébrés ont été récoltés dans tout le C4ms ainsi que dans la partie inférieure de Dm. La sous-unité C4ms est fortement bioturbée (terriers de type *Thalassinoides*) et nettement plus indurée que l'unité D, plus argileuse. Une partie de l'affleurement montre un sédiment passant latéralement du beige-ocre au gris-bleu et ayant livré des fragments de bois ligniteux et des cuticules des coniférales *Frenelopsis* et *Glenrosa* (Gomez *et al.*, 2004a ; Gomez, comm. pers. 2005). Cela atteste de l'existence de zones plus confinées, réductrices et favorables à la conservation de la matière organique. La macrofaune

d'invertébrés est essentiellement composée de nautilus oxycônes (*Angulites*) et d'échinides (*Goniopygus*, *Mecaster*, *Catopygus*). Les restes de vertébrés (sélaciens, actinoptérygiens, reptiles) correspondent à d'assez petits éléments (dents et vertèbres mesurant en moyenne 1 cm) bien conservés (assemblage MAD1). Quelques dentures de pycnodontiformes, fragmentaires à sub-complètes et atteignant plusieurs centimètres, ont également été découvertes. Tous ces restes sont dispersés de manière relativement homogène dans l'ensemble C4-D, même si leur fréquence est légèrement plus élevée dans la partie supérieure de C4ms.

Dans ce secteur, le sommet de la falaise montre les sables et grès de l'unité E caractérisés par l'important développement des lumachelles à huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum*, *Pycnodonte biauriculata*, *Ceratostreon flabellatum*). Ces sables fins ont livré quelques rares dents de sélaciens (*Carcharias amonensis*, *Cretolamna appendiculata*, *Squalicorax* sp.) et de pycnodontiformes (assemblage MAD2).

Carrières de l'Amas et du Mas (communes de Rouillet - Saint-Estèphe et de La Couronne, Charente)

Dans l'Angoumois, la partie inférieure du Cénomaniens supérieur diffère sensiblement de la série précédemment décrite pour l'Île Madame. L'observation de ces niveaux se fait principalement en carrière (Fig. 2.16). L'unité D présente ici un développement beaucoup plus important et est caractérisée par un ensemble homogène de marnes feuilletées bleutées (3 à 5 mètres) à intercalations gréseuses (Moreau, 1996). Ces « argiles tégulines » (terme introduit par Coquand, 1856, 1857a), légèrement silto-sableuses à leur base, sont très riches en huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum* et surtout *Ceratostreon flabellatum*, Videt, 2004), lingules, échinides (*Polydiadema* sp., *Mecaster* sp.). L'unité D repose sur des calcaires marno-sableux ocre à roux, assez indurés et également riches en huîtres (10 à 20 cm). Ceux-ci correspondent à la sous-unité C4ms. A leur base, un hard-ground oxydé, bioturbé et encroûté (huîtres, *Ichthyosarcolithes*) constitue le plancher des carrières et marque le toit du Cénomaniens moyen (C3c). Les restes de vertébrés récoltés dans les argiles tégulines forment l'assemblage AMA1. Au-dessus des argiles tégulines, l'unité E est représentée par des sables à huîtres (*Pycnodonte biauriculata*) quartzeux et calcareux jaunâtres, contenant de petits amas gréseux (environ 1,5 m). La macrofaune, bien que peu diversifiée, y est relativement abondante. Le lavage de ces sables a livré quelques dents de sélaciens et de pycnodontiformes (assemblage AMA2, associées à des lingules, des pinces de crustacés (*Protocallianassa*) et de

nombreux petits galets phosphatés. Enfin, l'unité F montre 3 mètres de calcaires graveleux bioclastiques contenant une association typiquement péri-récifale dominée par le rudiste *Ichthyosarcolites*.

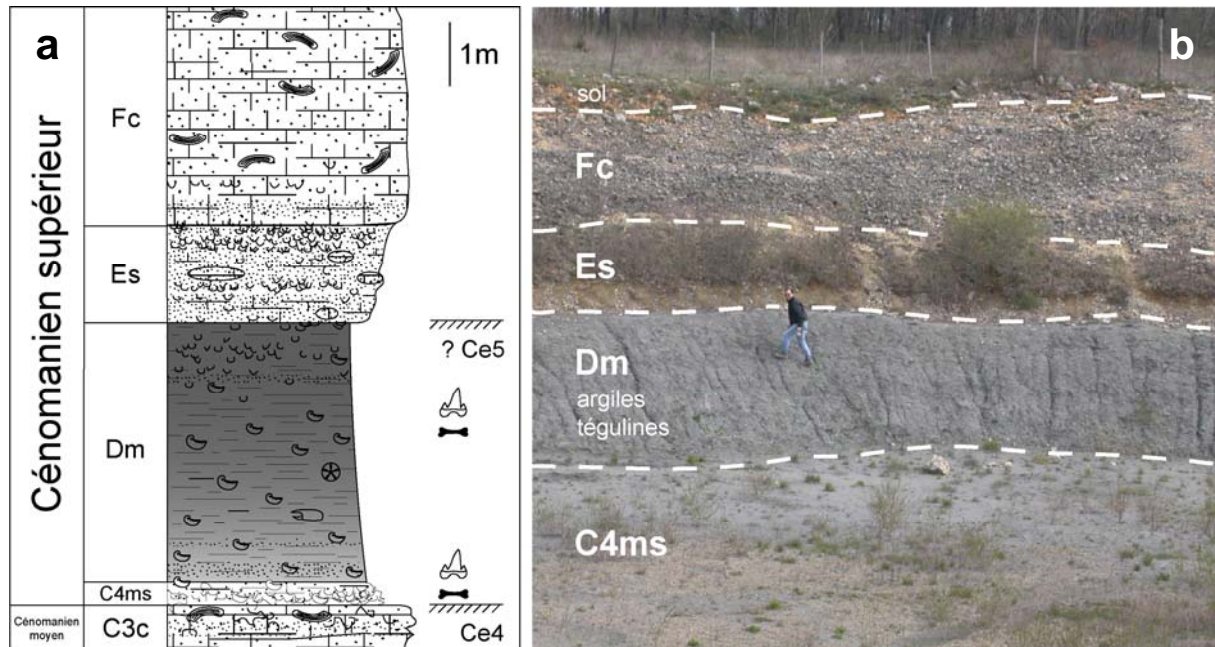


Figure 2.16. a : Coupe représentant le Cénomanien supérieur de l'Angoumois, tel qu'il est observé à la carrière de l'Amas (Roulet St-Estèphe). b : talus de la carrière de l'Amas montrant les premières unités du Cénomanien supérieur, caractérisé notamment par l'important développement des argiles téglines (unité Dm).

Le principal gisement (carrière de l'Amas, communes de Roulet St-Estèphe) ayant livré la majorité des restes de vertébrés correspond à l'une des nombreuses carrières ouvertes dans les environs d'Angoulême (secteur sud-ouest) pour l'exploitation en cimenterie des « argiles téglines ». Les restes de vertébrés ont été recueillis dans toute l'épaisseur de l'unité D, même si la partie sommitale des argiles semble légèrement plus riche en débris phosphatés (dents, os, coprolithes). Quelques rares dents de poissons ont également été récoltées dans la sous-unité C4ms. A La Couronne, une commune voisine de Roulet, une autre carrière (**carrière du Mas**) présentant les mêmes niveaux a livré une faune similaire. La faune de vertébrés est caractérisée par la dominance des pycnodontiformes et des requins lamniiformes, auxquels s'ajoutent quelques téléostéens et reptiles (assemblage MAS).

Port-des-Barques (Charente-Maritime)

La falaise située sur le littoral nord de la commune de Port-des-Barques présente la dernière unité du Cénomanien (unité G) ainsi que la base du Turonien (unité T) (Fig. 2.17). Ces niveaux forment la continuité stratigraphique de la série observée à l’Île Madame. Cet affleurement présente deux compartiments séparés par une faille normale orientée N80° et plongeant à 60° vers le SW. Même si cette série ne contient aucun niveau particulièrement riche en microrestes de vertébrés, la présence de quelques vertébrés marins dans ces niveaux encadrant la limite Cénomanien/Turonien justifie l’inclusion de ce site au sein de l’étude. La plupart des spécimens ont été récoltés dans les niveaux lumachelliques (*Rhynchostreon suborbiculatum*, *Pycnodonte vesicularis* et *Rastellum carinatum*) du Cénomanien terminal G1. Seulement deux dents proviennent des marnes du Turonien basal.

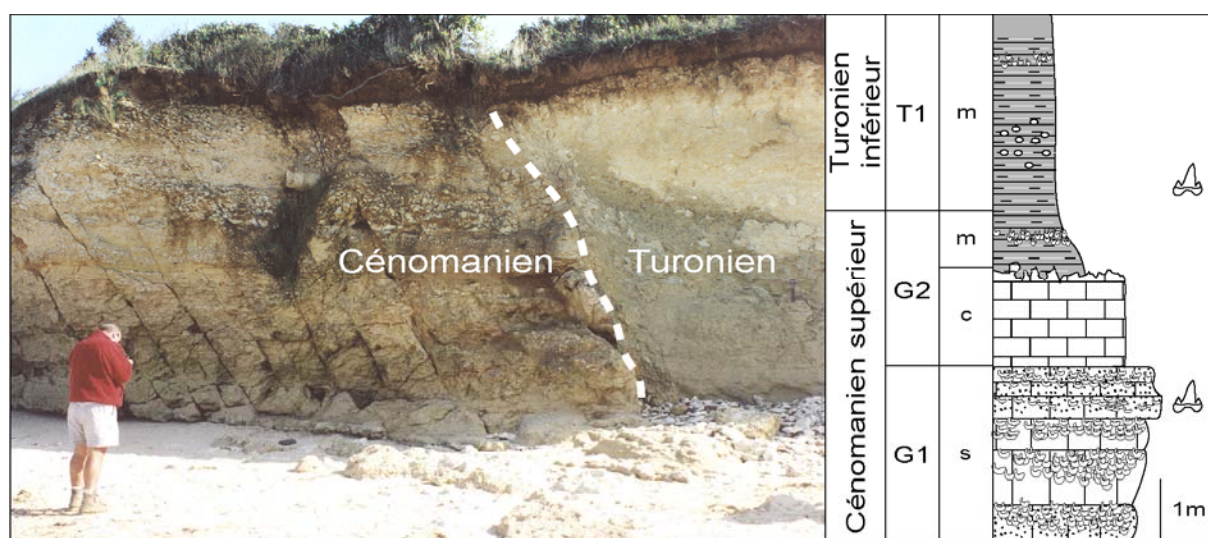


Figure 2.17. Coupe représentant le Cénomanien supérieur-Turonien inférieur de Port-des-Barques.

- III -

Systematique

III - SYSTEMATIQUE

Pour les taxons remarquables ou présentant une certaine valeur historique, une synonymie et une bibliographie (le plus souvent partielles) seront indiquées. Pour les sélaciens et les actinoptérygiens, la systématique suit principalement (sauf exceptions) celle employée respectivement par Cappetta (1987b) et Nelson (1994). La classification des dinosaures suit celle adoptée par Weishampel *et al.* (2004). La classification des autres groupes correspond globalement à celle utilisée dans les études les plus récentes. Enfin, quelques restes produits par certains vertébrés (coprolites, coquilles d'œuf) sont présentés à la fin de ce chapitre. La liste faunique générale des vertébrés du Cénomanien des Charentes et le nombre détaillé de spécimens sont donnés respectivement en annexes 1 et 2.

[Rq : les taxons de sélaciens suivis de la mention « gen. nov. sp. nov. » ou « sp. nov. » correspondent aux nouveaux taxons reconnus dans le cadre la thèse (2002-2005), puis publiés dans l'article suivant : Vullo, R., Cappetta, H. & Néraudeau D. 2007. New sharks and rays from the Cenomanian and Turonian of Charentes, France. *Acta Palaeontologica Polonica* 52 : 99-116]

Classe des Chondrichthyes Huxley, 1880

Sous-classe des Elasmobranchii Bonaparte, 1838

Cohorte des Euselachii Hay, 1902

Ordre des Hybodontiformes Patterson, 1966

Super-famille des Hybodontoida Zangerl, 1981

Famille des Hybodontidae Owen, 1846

Genre *Hybodus* Agassiz, 1837

***Hybodus* sp.**

Planche 1, Figures 1, 2

Matériel : environ 150 dents.

Provenance : Font-de-Benon, Cadeuil, Les Renardières, Fouras-Vauban (Charente-Maritime), Montagan, Traslemaine (Charente).

Age : Cénomanien inférieur (B1, B2).

Description : Les dents de cette espèce d'*Hybodus* sont de taille assez réduite, infra-centimétrique. De morphologie peu variable, elles présentent pour les dents antérieures une cuspside relativement étroite et effilée, bien détachée, s'élargissant légèrement pour les dents plus latérales. La couronne est ornée de fins plis verticaux développés surtout sur la face linguale. Sur la face labiale, ces plis sont souvent moins denses et se limitent à la partie basale de la couronne. La face linguale est nettement plus bombée que la face labiale. Une paire de denticules latéraux peu élevés est généralement présente, même si certaines dents possèdent des expansions latérales non cuspidées. La racine, préservée sur un unique spécimen, est assez massive et montre la structure anaulacorhize caractéristique des hybodontiformes. Une rangée de pores plus ou moins développés est disposée horizontalement.

Discussion : Dans son étude sur les sélaciens du Crétacé supérieur du Sud-Ouest de la France, Landemaine (1991) a inclus dans la liste faunique des Renardières le taxon ?*Egertenodus* sp., sans toutefois le figurer ni le décrire. Le genre *Egertenodus* a été créé par Maisey (1987) pour établir une distinction générique entre *Hybodus basanus* et *Hybodus reticulatus* (espèce-type), basée sur l'anatomie crânienne et la morphologie des écailles placoides. Les dents de *Egertenodus basanus* étant similaires à celles de nombreuses espèces de *Hybodus*, l'usage de ce genre par Landemaine à partir d'un matériel uniquement dentaire n'est pas fondée (Biddle, 1993a ; Underwood & Rees, 2002), et il convient donc d'attribuer les dents du Cénomaniens des Charentes au genre *Hybodus*.

Jusqu'à présent, peu d'espèces d'hybodontidés ont été établies pour l'ensemble du Crétacé, la plupart des formes décrites ayant été laissées en nomenclature ouverte. Parmi les principales formes du Crétacé inférieur que sont *Egertenodus basanus* (Néocomien d'Angleterre, de France et du Maroc), *Hybodus ensis* (faciès purbeckien-wealdien d'Angleterre et de France) et *H. butleri* (Aptien-Albien du Texas), seule cette dernière se rapproche de l'espèce des Charentes par sa couronne dépourvue de véritables denticules latéraux (Thurmond, 1971 ; Welton & Farish, 1993), contrairement aux deux premières (Thurmond, 1971 ; Biddle & Landemaine, 1988 ; Batchelor & Ward, 1990 ; Duffin & Sigogneau-Russell, 1993 ; Underwood & Rees, 2002). *H. butleri* se distingue cependant par sa plus petite taille ainsi que par son ornementation plus prononcée. Biddle (1993a) a figuré une dent d'*Hybodus* sp. de l'Albien de l'est de la France comparable à notre forme.

Pour le Crétacé supérieur, différentes formes telles que *H. rajkovichii* (Cénomaniens du Minnesota, Case, 2001), *H. montanensis* (Campanien du Montana, Case, 1978), *H. wyomingensis* (Campanien du Wyoming, Case, 1987), *Hybodus* spp. (Cénomaniens et Turonien-Coniacien du Texas, Cappetta & Case, 1999 ; Campanien d'Allemagne, Albers &

Weiler, 1964 ; Campanien de Suède, Rees, 1999 ; Maastrichtien du New Jersey, Cappetta & Case, 1975a) offrent une large base de comparaison. Cependant, l'attribution formelle de notre matériel à une des formes précédemment citées demeure difficile, même s'il présente certaines affinités avec *Hybodus* sp. 1 in Cappetta & Case (1999) et *H. rajkovichi* (Case, 2001, cf. pl. 2, fig. 1) (denticules latéraux absents ou peu développés, asymétrie et réduction de l'ornementation).

Famille des Polyacrodontidae Glickman, 1964

Genre *Polyacrodus* Jaekel, 1889

***Polyacrodus* sp.**

Planche 1, Figure 4

Matériel : une dent.

Provenance : Font-de-Benon (Charente-Maritime).

Age : Cénomaniens inférieur (B1).

Description : l'unique spécimen correspond à une dent de petite taille, incomplète. Elle est caractérisée par la présence de protubérances labiales latérales émaillées (= processus labiaux secondaires *sensu* Landemaine, 1991) très bien individualisées à la base de la couronne. La protubérance labiale médiane est également bien développée. Les cuspides sont peu élevées et peu distinctes les unes des autres. L'ornementation, assez peu dense, est asymétrique, avec un nombre de plis plus élevé sur la face linguale.

Discussion : cette rare forme du Cénomaniens basal de Font-de-Benon se distingue aisément des deux suivantes par ses protubérances labiales très développées. Ce caractère se retrouve chez *Polyacrodus brevicostatus* du Crétacé inférieur d'Europe et d'Amérique du Nord (Patterson, 1966 ; Thurmond, 1971 ; Biddle et Landemaine, 1988 ; Welton & Farish, 1993), ainsi que chez *P. grewingki*, du Crétacé supérieur d'Europe (Dalinkevicius, 1935 ; Herman, 1977 ; Bernardez, 2002). Biddle (1993a) a décrit également une dent de ce type, indéterminée (*Polyacrodus* sp.), dans l'Albien de l'est de la France. Bien que très proche de *P. brevicostatus*, la forme d'Archingeay est laissée en nomenclature ouverte dans l'attente de matériel supplémentaire.

***Polyacrodus levis* (Woodward, 1887) nov. comb.**

Planche 1, Figure 5

*1887 *Acrodus levis* ; Woodward, p. 103, fig. 2, 3.

1985 *Lissodus levis*, Woodward ; Duffin, p. 127, texte-fig. 16a-f, 17a-d, pl. 4, fig. 5, 6.

1993a *Lissodus levis*, Woodward ; Biddle, p. 197, pl. 6, fig. 3, 4.

2001 *Lissodus levis*, Woodward ; Duffin, p. 198, fig. 34a-j.

Matériel : deux dents.

Provenance : Les Renardières (Charente-Maritime).

Age : Cénomanien inférieur (B1).

Description : les dents attribuables à cette espèce montrent une couronne à ornementation très réduite, constituée de quelques plis rayonnant de l'apex de cuspides, ce qui lui confère un aspect lisse. Ces cuspides sont peu détachées. La protubérance labiale médiane reste discrète, et les processus labiaux secondaires sont absents.

Discussion : Cette espèce a été citée par Landemaine (1991) dans la liste de sélaciens des Renardières. Deux dents provenant de ce gisement peuvent lui être rapportées. Elles sont en effet morphologiquement très proches de certaines dents figurées par Duffin (1985, 2001) et Biddle (1993a), respectivement de l'Albien d'Angleterre et de l'est de la France.

Les dents de la série-type décrites par Woodward (1887) sous le nom d'*Acrodus levis* ont été attribuées par Duffin (1985, 2001) au genre *Lissodus*. Cependant, cet auteur a alors regroupé au sein de ce dernier genre un grand nombre d'espèces formant un ensemble hétérogène. Ainsi, la morphologie dentaire de *Lissodus levis* se rapproche plus de celles observées chez les espèces du genre *Polyacrodus* telles que *P. brabanticus*, comme cela a déjà été signalé par Landemaine (1991) et Biddle (1993a). Duffin (1985) lui-même a également souligné la distinction existant entre *L. levis* et les autres espèces crétacées de *Lissodus* (dents relativement grandes et robustes). La nouvelle combinaison *Polyacrodus levis* est donc ici proposée.

***Polyacrodus maiseyi* Landemaine, 1991**

Planche 1, Figure 3

*1991 *Polyacrodus maiseyi* ; Landemaine, p. 35, pl. 16, fig. 1-10.

2005 *Polyacrodus maiseyi*, Landemaine ; Vullo *et al.*, p. 99, fig. 2.4.

Matériel : une quinzaine de dents.

Provenance : Les Renardières, Fouras-Vauban (Charente-Maritime), Traslemaine (Charente).

Age : Cénomaniens inférieurs (B1, B2).

Description : cette espèce présente des dents à cuspide principale bien développée et bien individualisée chez les dents antérieures. Les cuspides latérales sont quant à elles peu distinctes. La couronne montre une protubérance labiale médiane généralement bien formée. En vue occlusale, la cuspide principale peut développer un net renflement lingual. Les processus labiaux secondaires sont en revanche absents ou très peu développés. L'ornementation, identique sur les deux faces, consiste en des plis verticaux généralement bien marqués, assez resserrés, et pouvant bifurquer vers la base de la couronne.

Discussion : contrairement aux deux formes précédentes, *Polyacrodus maiseyi* se rapproche par sa grande taille des espèces du Crétacé supérieur européen *P. illingworthi*, *P. brabanticus* (Herman, 1977) et *P. siversoni* (Rees, 1999). Ces trois espèces ont cependant des dents à cuspides latérales mieux individualisées, et à ornementation plus réduite chez les deux dernières. Enfin, notons qu'une forme mal définie provenant du Cénomaniens de Lituanie, décrite par Dalinkevicius (1935) sous le nom de « *Acrodus giedroyci* », semble très proche de *P. maiseyi*.

Famille des Distobatidae Werner, 1989

Genre *Tribodus* Brito & Ferreira, 1989

***Tribodus morlati* (Landemaine, 1991)**

Planche 1, Figures 6-10

*1991 *Protohypolophites morlati* ; Landemaine, p. 35, pl. 16, fig. 1-10.

2003 *Tribodus morlati* (Landemaine) ; Vullo *et al.*, p. 183, pl. 2, fig. 1.

Matériel : environ 1900 dents.

Provenance : Font-de-Benon, Cadeuil, Les Renardières, Fouras-Vauban (Charente-Maritime), Montagan, Traslemaine (Charente).

Age : Cénomaniens inférieurs (B1, B2).

Description : Les dents antérieures (ou médianes) possèdent une couronne haute et massive, plus ou moins étirée mésio-distalement (jusqu'à 8 mm de large). Elles montrent en vue occlusale un contour hexagonal. L'ornementation se limite à de très légers plis verticaux. Les dents latéro-postérieures présentent en vue occlusale un contour losangique à sub-triangulaire (un bord labial convexe et deux bords margino-lingaux plus rectilignes). La couronne est

légèrement cuspidée, avec le développement d'une crête transversale en position très linguale. Cette dernière sépare une face labiale plane et peu inclinée d'une face linguale sub-verticale, plus courte et renflée. L'ornementation est plus prononcée que pour les dents antérieures : la surface de l'émail présente sur les deux faces de nombreux courts plis anastomosés. Une dent latéro-postérieure particulièrement bien préservée (pl. 1, fig. 7) montre des bourrelets longitudinaux irréguliers (antéro-postérieurs) bien marqués sur la face occlusale et plus fins sur les faces latérales. La racine, rarement préservée, est de type anaulacorhize. Elle est légèrement moins volumineuse que la couronne et séparée de celle-ci par une légère constriction. Un ou plusieurs forams circulaires se distinguent généralement des nombreux petits pores indifférenciés.

De petits denticules dermiques sub-triangulaires, à base ovale, sont ici rapportés à *Tribodus* (voir discussion). Ils sont marqués par des plis légèrement orientés vers l'arrière, et portent une crête cylindrique émaillée sur le bord antérieur convexe.

Discussion : L'hybodontiforme *Tribodus morlati*, muni d'une denture très spécialisée de type-broyeur (Cappetta, 1986) proche de celles de certains batoïdes, abonde dans certains gisements charentais datés du Cénomanién basal (sous-unité B1) (Font-de-Benon, Les Renardières). Cette espèce a d'ailleurs été décrite par Landemaine (1991) et interprétée comme un nouveau genre de myliobatiforme dasyatidé primitif, *Protohypolophites*. Cappetta (1992), dans un travail discutant de l'évolution dentaire des batoïdes, a reconnu la nature hybodonte de ce genre du fait de la morphologie radiculaire. Il fit également la même interprétation pour les genres *Aegyptobatus* et *Distobatus*, préalablement établis par Werner (1989) pour des dents similaires du Cénomanién d'Égypte (*A. kuehnei* et *D. nutiae*). Mais la première forme de ce groupe particulier d'hybodonte à avoir été décrite correspond en fait à *Tribodus limae*, taxon basé sur des spécimens complets de l'Albien du Brésil (Brito & Ferreira, 1989 ; Brito, 1992), confirmant bien l'hypothèse formulée de manière indépendante par Cappetta. En 1992, Cappetta avait mis le genre *Protohypolophites* en synonymie avec le genre *Distobatus*, avant que ce dernier genre ne soit lui-même placé en synonymie avec le genre *Tribodus* par Cappetta & Case (1999). Parallèlement, Werner (1994) a quant à elle reconsidéré le genre *Aegyptobatus* comme synonyme junior de *Tribodus*. Il semble en effet que cette dernière solution mérite d'être retenue, en y incluant également le genre *Protohypolophites* : l'ensemble *Tribodus limae*, *T. kuehnei* et *T. morlati* regroupe des formes possédant des dents à couronne massive, ornées de plis anastomosés. Notons également que Cuny *et al.* (2004) ont récemment décrit *Tribodus tunisiensis*, une forme aux dents non

ornementées de l'Albien de Tunisie. Les dents du genre monospécifique *Distobatus* se distinguent aisément par une couronne moins anguleuse, dont la face linguale présente une concavité et une visière bien développées, ainsi que par une ornementation constituée d'alvéoles, avec parfois la formation de rides transverses (mésio-distales) sur la face occlusale (et non antéro-postérieures comme chez *T. morlati*). Dutheil (2000) a d'ailleurs abouti aux mêmes conclusions concernant la systématique de ces hybodontes à denture broyeuse. Werner (1994) a interprété *T. kuehnei* comme synonyme junior de *T. aschersoni*, considérant ainsi que les épines dorsales décrites sous le nom d'*Hybodus aschersoni* et les dents de *T. kuehnei* constituent le même taxon. La présence simultanée dans le gisement cénomanien de Bahariya de deux types d'épines dorsales (*Hybodus aschersoni* et *Asteracanthus aegyptiacus*) (Werner, 1989) et de trois genres d'hybodontes représentés par des dents orales (*Bahariyodon*, *Distobatus*, *Tribodus*) (Werner, 1989 ; Duffin, 2001) rend difficile toute tentative de combinaison entre ces différents taxons.

Concernant les denticules dermiques récoltés aux Renardières et à Montagan, ce type d'éléments bien particulier a été décrit à l'origine par Weiler (1935) sous le nom de *Peyeria libyca*, sur du matériel provenant du Céno-manien de Bahariya (Egypte). *Peyeria* a depuis été mis en évidence dans le Céno-manien des Kem Kem (Dutheil, 2000). Comparés à nos spécimens, ceux d'Afrique du Nord sont de plus grande taille, et leurs bords postérieurs et antérieurs sont généralement concaves. D'un point de vue systématique, *Peyeria* a été considéré soit comme une dent rostrale de *Pristidae*, soit comme une boucle dermique de *batoïde* indéterminé. Le fait qu'il s'agisse d'un denticule dermique de *Distobatidae* constitue une autre hypothèse très probable. En effet, Brito (1989) a figuré un petit denticule dermique de *Tribodus limae*, de morphologie assez similaire à celle de *Peyeria*. De plus, *Peyeria* et les dents de *Distobatidae* sont toujours trouvés associés l'un à l'autre. Enfin, la différence de taille observée entre les spécimens des Charentes et ceux d'Afrique du Nord se retrouve également chez les dents orales de *Distobatidae*.

Hormis l'ouest de la France (dépôts terrigènes détritiques situés de part et d'autre du Seuil du Poitou) (Landemaine, 1991, Biddle, 1993b, Vullo *et al.*, 2003, 2005), le genre *Tribodus* est donc présent dans la partie nord-ouest du Gondwana (bordure nord de l'Amérique du Sud et de l'Afrique), dans les dépôts albiens ou céno-manien du Brésil (Formation Santana, Brito & Ferreira, 1989 ; Formation Itapecuru (?), Dutra & Malabarba, 2001), du Maroc (Formation des Kem Kem, Dutheil, 1999, 2000), de Tunisie (Formation de Chenini, Cuny *et al.*, 2001, 2004), d'Algérie (Formation du Tiout ; Landemaine, 1991), de Libye (?) (Formation de Draa Ubari, Nesson *et al.*, 1998 ; Rage & Cappetta, 2002) et

d’Egypte (Formation de Bahariya, Werner, 1989, 1994). Il semble également présent dans le Valanginien-Barrémien du Congo (Maisey, 2000).

Famille des Ptychodontidae Jaekel, 1898

Genre *Ptychodus* Agassiz, 1838

***Ptychodus latissimus* Agassiz, 1843**

Planche 1, Figure 11

Matériel : une dent.

Provenance : Port-des-Barques (Charente-Maritime).

Age : Cénomaniens supérieur (G1).

Description : L’unique dent découverte, incomplète, présente neuf rides transversales assez fortes. Celles-ci tendent à converger latéralement. L’aire marginale est bien distincte mais demeure assez réduite. La couronne est peu élevée.

Discussion : Cette dent du Cénomaniens terminal est caractéristique de l’espèce *Ptychodus latissimus* (rides bien développées et relativement peu nombreuses). Cette forme est très répandue dans le Cénomaniens supérieur et le Turonien d’Europe (Herman, 1977), ainsi que dans le Turonien d’Amérique du Nord (Texas) (Cappetta & Case, 1999) et d’Afrique (Angola) (Antunes & Cappetta, 2002).

Sous-cohorte des Neoselachii Compagno, 1977

Superordre des Galeomorphii Compagno, 1973

Ordre des Heterodontiformes Berg, 1937

Famille des Heterodontidae Gray, 1851

Genre *Heterodontus* de Blainville, 1816

***Heterodontus paucicarinatus* (Landemaine, 1991)**

Planche 1, Figure 12

*1991 *Heterodontobatis paucicarinata* ; Landemaine, p. 8, pl. 2, fig. 1-3.

Matériel : une cinquantaine de dents.

Provenance : Les Renardières (Charente-Maritime), Montagan, Traslemaine, La Buzinie (Charente).

Age : Cénomaniens inférieurs (B1, B2).

Description : cette espèce à forte hétérodontie monognathique présente des dents antérieures à couronne assez massive peu élevée, pourvue à sa base d'une très faible ornementation alvéolée, avec parfois le développement d'une légère crête transversale. La cuspide principale, trapue, peut être flanquée d'une paire de petits denticules latéraux arrondis et assez peu distincts.

Les dents latérales sont caractérisées par un faible étirement mésio-distal, une absence de crête transversale médiane bien définie, ainsi que par une ornementation constituée d'alvéoles d'assez grande taille. La racine anaulacorhize est relativement élevée.

Discussion : Landemaine (1991) a interprété ces dents comme une forme intermédiaire entre les genres *Heterodontus* et *Parapalaeobates*, créant ainsi le genre *Heterodontobatis*. Selon lui, *Parapalaeobates* correspondrait à un Heterodontidae dérivé et non à une raie. Cette hypothèse a été réfutée par Cappetta (1992), celui-ci confirmant la nature batoïde de *Parapalaeobates*. L'hétérodontiforme du Cénomaniens des Charentes est ici attribué au genre *Heterodontus*, conformément à l'avis de Cappetta (1992). Il est intéressant de noter que ce requin est extrêmement rare en Charente-Maritime, où on ne le trouve que dans le Cénomaniens inférieur B1, alors qu'il est assez fréquent dans les sables et grès verts du Cénomaniens inférieur B2 de Charente (Montagan et Les Chauvauds).

Ordre des Orectolobiformes Applegate, 1972

Famille *incertae sedis*

Genre *Cederstroemia* Siverson, 1995

***Cederstroemia* sp.**

?1977 *Squatina mülleri* (sic) Reuss ; Herman, p. 122, pl. 5, fig. 1.

1991 *Cretorectolobus* cf. *mülleri* (sic) (Reuss) ; Landemaine, p. 9, pl. 3, fig. 7-12.

?1993a « *Squatina* » *mülleri* (sic) Reuss ; Biddle, p. 200, pl. 1, fig. 5.

?1993a *Cretorectolobus* sp. ; Biddle, p. 203, pl. 1, fig. 6.

Matériel : cinq dents.

Provenance : Les Renardières (Charente-Maritime), Traslemaine, La Buzinie (Charente).

Age : Cénomaniens inférieur (B1, B2).

Description : Ces dents de morphologie squatiniforme présentent une cuspide pointue légèrement recourbée, à partir de laquelle se développent des expansions latérales plus ou moins bien détachées. La cuspide est munie d'un petit tablier étroit et arrondi. La racine, pouvant être de type hémiaulacorhize ou holaulacorhize, est assez massive.

Discussion : Cette forme présente dans les dépôts détritiques du centre-ouest de la France a été figurée par Landemaine (1991) sous le nom de *Cretorectolobus* cf. *mülleri* (sic). En attribuant ces dents à ce genre et à cette espèce, Landemaine a ainsi créé une nouvelle combinaison en se basant sur un taxon mal défini, *Squatina muelleri* du Turonien de Bohême (Reuss, 1846). Siverson (1995) réfuta l'interprétation de Landemaine en confirmant l'appartenance de ce taxon au genre *Squatina*. Dans ce même travail, il établit le genre *Cederstroemia*, au sein duquel il rangea la forme ici traitée. Tout comme *Heterodontus paucicarinatus* décrit précédemment, *Cederstroemia* sp. constitue une forme rare au sein de la faune de sélaciens du Cénomaniens des Charentes.

Famille des Hemiscyllidae Gill, 1862

Genre *Almascyllium* Cappetta, 1980

Almascyllium sp.

Planche 1, Figure 14

Matériel : une dent.

Provenance : Font-de-Benon (Charente-Maritime).

Age : Cénomaniens inférieur (B1).

Description : il s'agit d'une dent latérale dépourvue de racine. La couronne présente une cuspide assez élancée et pointue, avec des tranchants nettement concaves. On observe une paire de denticules relativement arrondis. Le denticule distal forme avec la cuspide un angle droit, alors que le mésial, plus petit, en est séparé par une légère encoche au niveau du tranchant. Le bord basilaire du tablier est endommagé. L'ornementation est réduite à cinq plis labiaux espacés et ne dépassant pas le niveau des denticules. Les trois plis centraux suivent l'alignement de la cuspide alors que chacun des plis latéraux est orienté vers le denticule respectif.

Discussion : cette dent est morphologiquement très proche de celle d'*Almascyllium cheikheliasi* (Santonien) figurée par Cappetta (1980) dans son étude sur les sélaciens du Liban

(p. 120, fig. 24A-C). Elle diffère seulement de celle-ci par son denticule mésial relativement plus gros ainsi que par ses plis moins élevés et deux fois moins nombreux. La dent de Font-de-Benon rappelle également certaines dents du Cénomanién supérieur du Texas rapportées au genre *Cantioscyllium* (Cappetta & Case, 1999 ; pl. 15, fig. 12- ?13). Enfin, Bernardez (2002) attribue avec doute au genre *Almascyllium* des dents du Turonien inférieur du Nord de l'Espagne. Celles-ci, dépourvues de denticules latéraux et à face labiale pratiquement lisse, diffèrent nettement de la forme du Cénomanién des Charentes.

Genre *Chiloscyllium* Müller & Henle, 1837

***Chiloscyllium* sp.**

Planche 1, Figure 13

Matériel : environ 70 dents.

Provenance : Font-de-Benon (Charente-Maritime), Montagan, Traslemaine (Charente).

Age : Cénomanién inférieur (B1, B2).

Description : Cet oreotolobiforme de petite taille possède des dents le plus souvent infra-millimétriques, caractérisées par une couronne non ornementée et une cuspside plus ou moins élancée munie d'une seule paire de petits denticules latéraux. Le tablier peut être arrondi ou bifide. La racine est hémiaulacorhize.

Discussion : L'espèce classiquement citée correspond à *Chiloscyllium greeni*, décrit à l'origine sur du matériel provenant du Turonien du Dakota du Sud (Cappetta, 1973). Elle a depuis été signalée dans de nombreux gisements s'étalant de l'Aptien au Campanien, notamment au Texas (Welton & Farish, 1993 ; Cappetta & Case, 1999), dans le nord de la France et en Belgique (Herman, 1977), en Angleterre (Batchelor & Ward, 1990), en Allemagne (Müller & Diedrich, 1991) et en Espagne (Bernardez, 2002). Landemaine (1991) a également inclus *C. cf. greeni* dans sa liste faunique concernant le gisement de Chabonne (Vienne). Deux autres espèces du Cénomanién-Turonien, très proches de l'espèce-type, ont été érigées : *C. mereretiae* du Cénomanién supérieur de la formation de Bahariya en Egypte (Werner, 1989) et « *C. arbizui* » (*nomen nudum*) du Turonien inférieur des Asturies (Espagne) (Bernardez, 2002). Les dents récoltées dans le Cénomanién inférieur des Charentes présentent différents morphotypes, et il est pour le moment difficile de les attribuer à telle ou telle espèce.

Famille des Ginglymostomatidae Gill, 1862

Genre *Cantioscyllium* Woodward, 1889***Cantioscyllium decipiens* Woodward, 1889**

Planche 1, Figures 15, 16

Matériel : environ 1700 dents.**Provenance :** Font-de-Benon, les Renardières, Fouras-Vauban (Charente-Maritime), Montagan, Traslemaine, L'Amas (Charente).**Age :** Cénomaniens inférieur (B1, B2) et supérieur (D).

Description : Cette espèce possède des dents relativement grandes, généralement plus larges (jusqu'à 4 mm) que hautes. La couronne présente dans sa moitié basale de une ornementation dense, constituée de plis verticaux plus ou moins prononcés. Les denticules, présents au nombre d'une ou deux paires, peuvent être assez acérés. Le tablier est large et arrondi, parfois bifide. La racine hémiaulacorhize peut être plus large que la couronne. Cependant, la plupart des dents ne correspondent pas à la description de *C. decipiens*. Cette forme indéterminée de *Cantioscyllium* possède des dents de petite taille (jusqu'à 2 mm). La couronne en moyenne aussi haute que large. La cuspidé est plus ou moins trapue, et n'est munie que d'une paire de petits denticules. Les plis labiaux sont relativement peu marqués.

Discussion : Les dents découvertes dans plusieurs localités du Cénomaniens inférieur des Charentes correspondent sans ambiguïté à l'espèce type *Cantioscyllium decipiens*, bien représentée dans le Cénomaniens et le Turonien d'Amérique du Nord (Cappetta, 1973 ; Welton & Farish, 1993 ; Cappetta & Case, 1999) et du bassin anglo-franco-belge (Herman, 1977). Cette espèce a également été mentionnée par Landemaine (1991) dans les gisements bordant le seuil du Poitou. La forme indéterminée (*Cantioscyllium* sp.) est quant à elle comparable à celles décrites du Cénomaniens du Texas (cf. *Cantioscyllium* sp. in Cappetta & Case, 1999) et d'Espagne (cf. *Cantioscyllium* sp. B in Bernardez, 2002).

Ordre des Lamniformes Berg, 1958

Familles des Odontaspidae Müller & Henle, 1839

Genre indéterminé**« *Carcharias* » *amonensis* (Cappetta & Case, 1975)**

Planche 2, Figures 4-7

Bibliographie et synonymie partielle :

- 1974 *Lamna planidens* (Williston) ; Slaughter & Thurmond, p. 31, fig. 2a.
*1975 *Odontaspis amonensis* ; Cappetta & Case, 1975b, p. 306, fig. 4a-c.
1989 *Carcharoides planidens* (Williston) ; Werner, p. 29, texte-fig. 10, 11, pl. 11, fig. 1-7, pl. 12, Fig. 1-8.
1991 *Serratolamna amonensis* (Cappetta & Case) ; Landemaine, p. 14, pl. 4, fig. 1-18, pl. 5, fig. 1-19.
1993 *Carcharias amonensis* (Cappetta & Case) ; Welton & Farish, p. 89, fig. 1-4.
1999 *Carcharias amonensis* (Cappetta & Case) ; Cappetta & Case, p. 17, pl. 10, fig. 1-16.
2000 “*Serratolamna*” *amonensis* (Cappetta & Case) ; Dutheil, p. 69, fig. 39.
2001 *Carcharias amonensis* (Cappetta & Case) ; Case, p. 107, pl. 2, fig. 5-7.
2002 *Carcharias amonensis* (Cappetta & Case) ; Antunes & Cappetta, p. 121, pl. 8, fig. 10-15, pl. 9, Fig. 1-3.
2002 *Cappettaia amonensis* (Cappetta & Case) ; Bernardez, p. 271, pl. 38, fig. 1-15.
2003 *Carcharias amonensis* (Cappetta & Case) ; Vullo *et al.*, p. 183, pl. 2, fig. 4.
2005 *Carcharias amonensis* (Cappetta & Case) ; Vullo *et al.*, p. 99, fig. 2.9.

Matériel : environ 7800 dents.

Provenance : Font-de-Benon, Cadeuil, Les Renardières, Fouras-Vauban, Ile Madame (Charente-Maritime), Traslemaine, La Buzinie, Montagan, Roulet (Charente).

Age : Céno-manien inférieur (B1, B2) et supérieur (D, E).

Description : Les dents antérieures présentent une cuspside principale élancée, relativement étroite, munie à sa base d’une paire de denticules effilés. La racine possède des lobes bien formés et un net sillon marque la protubérance médio-linguale.

Discussion : Cette espèce caractéristique, extrêmement abondante dans la plupart des gisements charentais, constitue dans une grande partie du globe l’un des principaux éléments des faunes de sélaciens du Céno-manien. On la rencontre notamment en Amérique du Nord (Cappetta & Case, 1975b, 1999 ; Welton & Farish, 1993 ; Case, 2001), en Europe (Landemaine, 1991 ; Bernardez, 2002 ; Vullo *et al.*, 2003, 2005), en Afrique (Slaughter & Thurmond, 1974 ; Werner, 1989 ; Dutheil, 2000 ; Antunes & Cappetta, 2002) et au Proche-Orient où des squelettes complets ont été découverts (obs. pers.). Depuis sa description par Cappetta & Case (1975), le statut générique de cette espèce a fait l’objet de nombreuses discussions (voir Cappetta & Case, 1999), et de multiples attributions s’en sont suivies. Récemment, dans son important travail sur les sélaciens médio-crétacés des Asturies (nord de l’Espagne), Bernardez (2002) rapporte ce taxon à un nouveau genre nommé *Cappettaia* (basé sur la morphologie et l’hétérodon-tie particulières de sa denture), pour le moment invalide car non publié (*nomen nudum*). Cependant, d’après l’avis de Bernardez, l’attribution de cette espèce au genre *Carcharias* (employée avec précaution dans le présent travail) est réellement incorrecte (Cappetta, com. pers., 2005), et devra être réinterprétée dans une étude ultérieure. Considérée comme un bon marqueur du Céno-manien, cette espèce aurait cependant été

reconnue dans le Turonien du Maroc (Cappetta, com. pers. 2004). Elle pourrait également être présente dans l'Albien supérieur du Texas (Welton & Farish, 1993). A ce titre, une unique dent a été récoltée dans un niveau conglomératique présent à la base de la série de Cadeuil. Ce banc gréseux, riche en lignite et coquilles, a été rattaché avec doute à L'Albien terminal par Perrichot (2003).

Genre *Rouletia* nov. gen.

Espèce-type : *Rouletia bureaui* nov. gen. nov. sp.

Etymologie : du nom de la localité-type.

Diagnose : Odontaspidae de petite taille, caractérisé par des dents à cuspide principale présentant un fort renflement basilo-labial ; faces linguale et labiale totalement lisses ; une seule paire de denticules latéraux peu divergents, de très petite taille, parfois atrophiés.

***Rouletia bureaui* nov. gen. nov. sp.**

Planche 2, Figures 8, 9

Matériel : sept dents.

Etymologie : espèce nommée en hommage à M. Michel Bureau, paléontologue amateur charentais ayant récolté le matériel.

Holotype : Pl. 2, Fig. 8.

Localité-type et stratum typicum : Cénomaniens supérieur (unité Dm *sensu* Néraudeau *et al.*, 1997) de la carrière de l'Amas, Roulet Saint-Estèphe, Charente.

Diagnose : la même que celle du genre.

Description : L'holotype (Pl. 2, Fig. 8) est une dent latérale nettement inclinée distalement et mesurant 10 mm. La couronne est lisse et relativement étroite. Elle montre une paire de petits denticules. Un second denticule, atrophié, peut être observé distalement. La face labiale est légèrement enflée. La racine est asymétrique, avec un lobe distal plus fort que le lobe mésial. Ces deux lobes sont séparés par une encoche basale anguleuse. La protubérance médio-linguale est bien marquée et porte un large et profond sillon. Un des paratypes (Pl. 2, Fig. 9) est une dent antérieure, mesurant 9 mm. Elle est pratiquement symétrique, avec une cuspide droite et effilée vers l'apex. Les tranchants sont légèrement concaves. La couronne est dépourvue d'ornementation. Les deux faces sont enflées. Il y a une unique paire de fins

denticules latéraux très réduits. La racine est assez épaisse, avec une encoche basale très anguleuse.

Discussion : Au sein des Odontaspidae, la forme la plus proche de *Roulletia bureaui* est “*Carcharias*” *amonensis*. Les dents de cette dernière espèce possèdent des denticules latéraux beaucoup plus développés et une face labiale nettement moins enflée.

Famille des Cretoxyrinidae Glickman, 1958

Genre *Cretodus* Sokolov, 1965

***Cretodus semiplicatus* (Münster in Agassiz, 1843)**

Planche 2, Figure 1

Matériel : environ 200 dents.

Provenance : Font-de-Benon, Cadeuil, Les Renardières, Fouras-Vauban, Fouras Bois-Vert, Ile Madame, Port-des-Barques (Charente-Maritime), Traslemaine, La Buzinie, Montagan, le Mas, l’Amas (Charente).

Age : Cénomanien inférieur (B1, B2) et supérieur (D, E, G1).

Description : Les dents sont relativement robustes et peuvent atteindre une grande taille (jusqu’à environ 35 mm). La cuspide principale possède une face linguale nettement convexe ornée de forts plis longitudinaux pouvant atteindre la moitié de la couronne. La face labiale est plus légèrement plissée. Les denticules latéraux, bien développés, sont présents au nombre d’une paire. La racine montre une protubérance médio-linguale saillante et dépourvue de sillon. Les lobes sont bien distincts et aplatis labio-lingualement.

Discussion : Cette espèce, connue de l’Abien au Coniacien (Cappetta, 1987b ; Cappetta & Case, 1999), est très répandue au Cénomanien dans de nombreuses parties du monde : Europe (Herman, 1977 ; Landemaine, 1991 ; Bernardez, 2002), Amérique du Nord (Williamson *et al.*, 1993 ; Cappetta & Case, 1999 ; Case, 2001), Angola (Antunes & Cappetta, 2002), Egypte (Werner, 1989), Liban (Cappetta, 1980a). Schwimmer *et al.* (2002), dans une note révisant la définition de ce taxon, considère *Cretodus semiplicatus* comme un synonyme senior *C. crassidens* et étendent ainsi sa répartition au Santonien.

Genre *Archaeolamna* Siverson, 1992

***Archaeolamna* sp.**

Planche 2, Figures 17, 18

Matériel : une dizaine de dents.

Provenance : Les Renardières, Fouras-Vauban (Charente-Maritime), Traslemaine, L'Amas (Charente).

Age : Cénomaniens inférieur (B1, B2) et supérieur (D).

Description : Les dents présentent une couronne relativement étroite. La face linguale de la couronne est fortement convexe et la face labiale est plane. Il y a une paire de forts denticules latéraux triangulaires. La racine est épaisse et possède une protubérance médio-linguale bien développée. Les deux lobes sont clairement distincts, séparés par une encoche basale arrondie.

Discussion : Le genre *Archaeolamna* a été érigé par Siverson (1992) pour la réattribution d'*Odontaspis kopingensis* Davis, du Campanien de Suède. Ce lamniforme archaïque se rencontre communément depuis l'Albien jusqu'au Maastrichtien dans de nombreuses régions du monde (Europe, Amérique du Nord, Australie) (Siverson, 1992, 1996, 1997 ; Biddle, 1993a). Une seconde espèce, *A. haigi*, a été récemment décrite dans le Cénomaniens d'Australie, associée à des dents attribuée à *A. kopingensis* (Siverson, 1996). Les quelques dents récoltées dans le Cénomaniens des Charentes n'autorisent pas de détermination précise au niveau spécifique et sont laissées en nomenclature ouverte.

Genre *Cretolamna* Glickman, 1958

***Cretolamna appendiculata* (Agassiz, 1843)**

Planche 2, Figure 14

*1880a *Galeocерdo tremauxi* Sauvage, p. 458, pl. 13, fig. 2.

Matériel : quelques dents.

Provenance : Ile Madame, Port-des-Barques (Charente-Maritime), Le Mas (Charente).

Age : Cénomaniens supérieur (D, E), Turonien basal (T1).

Description : Ces dents assez comprimées labio-lingualement sont caractérisées par une cuspide principale et une paire de denticules triangulaires, très larges au niveau des dents latérales. Les lobes de la racine sont peu distincts, surtout pour les dents latérales présentant une racine presque quadrangulaire. Il n'y a pas de sillon.

Discussion : Cette espèce caractéristique, largement répandue au Crétacé supérieur (Cappetta 1987b), est apparemment absente des assemblages du Cénomaniens inférieur des Charentes, ne faisant son apparition qu'à la base du Cénomaniens supérieur.

Genre *Protolamna* Cappetta, 1980***Protolamna compressidens* (Herman, 1977)**

Planche 2, Figure 3

Matériel : une cinquantaine de dents.**Provenance :** Les Renardières, Fouras-Vauban (Charente-Maritime), la Buzinie, Montagan, l'Amas (Charente).**Age :** Céno-manien inférieur (B1, B2) et supérieur (D).**Description :** Ces dents sont caractérisées par une très forte compression mésio-distale, entraînant une constriction labiale de la base de la cuspide principale. Cette dernière est effilée et munie d'une paire de denticules latéraux. Quelques légers plis labiaux sont présents. La protubérance labio-linguale et les lobes de la racine sont très marqués.**Discussion :** Les dents du Céno-manien inférieur des Charentes sont pratiquement indiscernables de celles figurées par Cappetta & Case (1999 ; pl. 12, fig. 1, 2) et provenant de la limite Turonien-Coniacien du Texas. Ces dernières sont cependant quasiment lisses. *Protolamna compressidens*, déjà signalé dans le Céno-manien des Renardières par Landemaine (1991) (« *Leptostyrax compressidens* »), est également présent dans le Turonien du Nord de la France (Herman, 1977 ; Cappetta & Case, 1999).***Protolamna* sp.**

Planche 2, Figure 2

Matériel : une quarantaine de dents.**Provenance :** Cadeuil, Les Renardières, Fouras-Vauban, Fouras Bois-Vert (Charente-Maritime), Traslemaine, la Buzinie, Montagan, le Mas, l'Amas (Charente).**Age :** Céno-manien inférieur (B1, B2) et supérieur (D).**Description :** Ces dents possèdent une cuspide assez effilée munie de denticules latéraux de grande taille. La protubérance médio-linguale de la racine est proéminente et dépourvue de sillon. L'ornementation est absente ou très légère.**Discussion :** L'ensemble de ces dents correspond à une ou deux espèces, très proches de *Protolamna acuta* du Céno-manien d'Allemagne (Müller & Diedrich, 1991) ou *P. carteri* du Céno-manien du Texas (Cappetta & Case, 1999).

Famille des Odontaspididae

Genre *Cenocarcharias* Cappetta & Case, 1999***Cenocarcharias tenuiplicatus* (Cappetta & Case, 1975)**

Planche 2, Figure 15

Matériel : une trentaine de dents.**Provenance :** Font-de-Benon, Les Renardières, Fouras-Vauban (Charente-Maritime), Traslemaine, La Buzinie, Montagan (Charente).**Age :** Cénomanien inférieur (B1, B2).**Description :** Il s'agit de petites dents relativement graciles. La couronne montre un bourrelet basilo-labial finement plissé et arrondi sous la paire de denticules. La racine est assez massive par rapport à la couronne.**Discussion :** Cette espèce, caractéristique du Cénomanien, se retrouve en Amérique du Nord (Cappetta & Case, 1999 ; Case, 2001), en France (Landemaine, 1991), en Espagne (Bernardez, 2002) et en Afrique du Nord (Dutheil, 2000).***Cenocarcharias rochebrunei* (Sauvage, 1880) nov. comb.**

Planche 2, Figure 16

*1880a *Odontaspis rochebrunei* Sauvage, p. 457, pl. 13, fig. 3.?1974 *Odontaspis bicarinatus* (sic) ; Slaughter & Thurmond, p. 30, fig. 2j.?1989 *Carcharoides planidens* ; Werner, p. 29, pl. 11, fig. 1 non fig. 2-7 ; pl. 12, fig. 1 non fig. 2-8.**Matériel :** cinq dents.**Néotype :** Pl. 2, Fig. 16.**Localité-type :** l'Amas, Roullet – Saint-Estèphe, Charente.**Horizon-type :** Cénomanien supérieur (sous-unité Dm *sensu* Néraudeau *et al.*, 1997).**Autres gisements :** Ile Madame (Charente-Maritime), le Mas (Charente) (Cénomanien supérieur C4, D et E).**Diagnose éméndée :** Odontaspididae muni de dents relativement étroites et effilées. La couronne présente sur sa face labiale un bourrelet basal fortement plissé. L'ornementation linguale est quant à elle très réduite. Il y a une ou deux paires de denticules acérés.**Description :** La dent la mieux préservée (Pl. 2, Fig. 16) est une dent antérieure, mesurant 11 mm. La cuspside principale, légèrement inclinée distalement, est élancée. La face labiale est

presque plane alors que la face linguale est très convexe. De forts plis couvrent un net bourrelet basilo-labial. L'émail de la face linguale montre une fine texture granuleuse au niveau du contact avec la racine. Il y a une seule paire de denticules droits, bien unis à la cuspside principale. La protubérance de la racine et le sillon sont bien développés. Deux paires de denticules peuvent être observées sur certaines dents latérales.

Discussion : Lors de la description originelle de cette espèce par Sauvage en 1880, l'auteur ne disposait que de trois dents de même position (dents antérieures) provenant des « argiles tégulines de la tranchée de Pisani » (lieu-dit situé sur la commune de L'Houmeau-Pontouvre, banlieue d'Angoulême). Ces spécimens sont aujourd'hui perdus mais la découverte d'une série de dents provenant du même secteur nous permet ici de redéfinir ce taxon et de désigner un néotype. Par l'ensemble de ces caractères, cette espèce doit être rapportée au genre *Cenocarcharias* Cappetta & Case, 1999. Bien que très proche de *C. tenuiplicatus* (Cappetta & Case, 1975b), *C. rochebrunei* s'en distingue toutefois par ses dents de plus grande taille (jusqu'à 11,5 mm contre 7 à 8 mm pour *C. tenuiplicatus*), son bourrelet labial plus fortement plissé, ainsi que par ses dents antérieures relativement plus étroites et effilées.

Notons enfin que quelques dents de *Cenocarcharias* du Cénomanien inférieur de Font-de-Benon et de Fouras-Vauban, de grande taille mais moins caractéristiques que celles du Cénomanien supérieur, pourrait tout de même appartenir à cette espèce. C'est également le cas de certaines dents figurées par Slaughter & Thurmond (1974) et par Werner (1989), du Cénomanien d'Égypte (respectivement attribuées à *Odontaspis bicarinatus* et *Carcharoides planidens*).

Famille des Alopiidae Bonaparte, 1838

Genre *Paranomotodon* Herman in Cappetta & Case, 1975

***Paranomotodon* sp.**

Matériel : une dent.

Provenance : Les Renardières

Age : Cénomanien inférieur (B1).

Description : Ce genre est principalement caractérisé par l'absence de denticule latéral.

Discussion : Le genre *Paranomotodon* est largement répandu au Crétacé supérieur (Cappetta, 1987b). Il est en revanche très rare dans le Cénomanien des Charentes, avec une forme

similaire à celles décrites dans le Cénomaniens d'Allemagne (Müller & Diedrich, 1991) et d'Espagne (Bernardez, 2002)

Famille des Mitsukurinidae Jordan, 1898

Genre *Scapanorhynchus* Woodward, 1889

***Scapanorhynchus minimus* Landemaine, 1991**

Planche 2, Figure 10

*1991 *Scapanorhynchus minimus* Landemaine, p. 16, pl. 6, fig. 1-5 ; pl. 7, fig. 1, 2 ; pl. 8, fig. 1-3.

2002 *Scapanorhynchus minimus* ; Bernardez, p. 249, pl. 29, fig. 1-3 ; pl. 30, fig. 1-4.

2003 *Scapanorhynchus minimus* ; Vullo *et al.*, p. 183, pl. 2, fig. 7.

Matériel : environ 1600 dents.

Provenance : Font-de-Benon, Cadeuil, Les Renardières, Fouras-Vauban, Ile Madame (Charente-Maritime), Traslemaine, La Buzinie, Montagan, Traslemaine, L'Amas (Charente).

Age : Cénomaniens inférieur (B1, B2) et supérieur (D).

Description : Cette espèce de petite taille possède des dents graciles très effilées, nettement plissée sur leur face linguale. Les denticules, droits et fins, sont au nombre d'une paire.

Discussion : Bien représentée dans le Cénomaniens de l'ouest de la France (Landemaine, 1991 ; Vullo *et al.*, 2003), *Scapanorhynchus minimus* est également fréquent dans les dépôts contemporains du nord de l'Espagne (Bernardez, 2002).

Famille des Anacoracidae Casier, 1947

Genre *Squalicorax* Whitley, 1939

***Squalicorax* sp.**

Planche 2, Figure 13

Matériel : environ 200 dents.

Provenance : Font-de-Benon, Cadeuil, Les Renardières, Fouras-Vauban, Ile Madame (Charente-Maritime), Traslemaine, La Buzinie, Montagan, Traslemaine, l'Amas (Charente).

Age : Cénomaniens inférieur (B1, B2) et supérieur (C4, D, E).

Description : Il s'agit de dents de petite taille (généralement moins de 1 cm), présentant généralement un talon distal bien distinct, des denticules relativement grossiers et une racine assez épaisses.

Discussion : Landemaine (1991) n'a reconnu parmi les dents de *Squalicorax* du Cenomanien inférieur (B1s) des Renardières qu'une seule espèce, *S. falcatus*. Comme l'ont déjà rappelé Cappetta & Case (1999) et Antunes & Cappetta (2002), le statut de l'espèce type *falcatus* reste pour le moment mal défini. Il est donc préférable de laisser les dents du Cénomanien (plusieurs espèces représentées ?) en nomenclature ouverte. Elles peuvent être notamment comparées aux nombreuses formes récoltées dans le Cénomanien d'Espagne (Bernardez, 2002).

Squalicorax baharijensis (Stromer, 1927)

Planche 2, Figure 11

- *1927 *Corax baharijensis* Stromer, p.5, pl. 1, fig. 25-27.
- 1969 *Squalicorax kaupi* ; Bilelo, p. 342, text-fig. 21-o (?p-q).
- 1974 *Squalicorax baharijensis* ; Slaughter & Thurmond, p. 32, fig. 2b-c.
- 1974 *Squalicorax curvatus* ; Meyer, p. 298, p. 300, text-fig. 89.
- 1989 *Squalicorax baharijensis* ; Werner, p. 35, text-fig. 13, pl. 14, fig. 1-9, pl. 15, fig. 1-3.
- 1993 *Squalicorax curvatus* ; Welton & Farish, p. 116, 1-2 and 4 (?fig. 3).
- 1999 *Squalicorax baharijensis* ; Cappetta & Case, p. 12, pl. 3, fig. 6-9.
- 2001 *Squalicorax baharijensis* ; Case, p. 106, pl. 2, fig. 3.
- 2002 *Squalicorax baharijensis* ; Bernardez, p. 279, pl. 42-43.

Matériel : une trentaine de dents.

Provenance : Les Renardières, Ile Madame (Charente-Maritime), Le Mas, L'Amas (Charente).

Age : Cénomanien inférieur (B1) et supérieur (D).

Description : La dent la plus caractéristique correspond à une dent antérieure, longue de 15,7 mm. Elle est nettement plus longue que large, et est munie d'une couronne relativement étroite. En vue labiale, le tranchant mésial montre une courbure régulière, alors que le tranchant distal est rectiligne. L'encoche et le talon distaux sont bien développés. Les tranchants sont finement denticulés. La racine est assez épaisse, le lobe distal étant plus fort que le lobe mésial. L'échancrure basilaire est bien marquée.

Discussion : Cette assez grande espèce de *Squalicorax*, limitée au Cenomanien, présente une large distribution géographique. On la rencontre en effet en Egypte (Werner, 1989), en Amérique du Nord (Cappetta & Case, 1999 ; Case, 2001) et en Europe, où elle a récemment été décrite d'Espagne (Bernardez, 2002). Sa découverte dans les Charentes n'est donc pas étonnante. Il est intéressant de noter que *S. baharijensis* est toujours accompagné de « *Carcharias* » *amonensis*. Cette association est typique des dépôts Cénomaniens peu profonds péri-téthysiens et nord-américains. Noton enfin que quelques dents du Cénomaniens inférieur du gisement des Renardières, moins caractéristique, pourraient appartenir à *S. baharijensis*.

Squalicorax coquandi nov. sp.

Planche 2, Figure 12

Matériel : une dent.

Etymologie : Espèce nommée en honneur à Henri Coquand, pour son travail sur la paléontologie du Crétacé des Charentes.

Holotype : Pl. 2, Fig. 12.

Localité-type : Port-des-Barques, Charente-Maritime.

Horizon-type : Turonien basal (T1) *sensu* Néraudeau *et al.* (1997)

Diagnose : Espèce de *Squalicorax* de grande taille se distinguant des autres espèces du genre par ses dents très effilées, à cuspide élancée présentant des tranchants sub-rectilignes ; encoche distale nette et arrondie ; tranchants fins et réguliers.

Description : L'unique spécimen, parfaitement conservé, correspond à une dent latéro-antérieure légèrement plus large que haute. Celle-ci présente une cuspide étroite et élancée, inclinée distalement. Les tranchants sont pratiquement rectilignes : le mésial est très légèrement convexe et le distal à peine sigmoïdal. L'encoche distale est assez ouverte (110°) et présente la particularité d'être à la fois nette et arrondie. Le talon distal, bien développé, est long, oblique, et quasiment rectiligne. Les dentelures des tranchants sont très fines et très régulières. Le bourrelet basilo-labial de la couronne est très peu proéminent et disparaît latéralement. La racine est assez haute et peu épaisse, avec des lobes séparés par une large concavité médiane. Elle présente sous le bourrelet labial de la couronne une série de foramens.

Discussion : Par sa morphologie générale bien caractéristique, *Squalicorax coquandi* nov. sp. diffère nettement des autres formes connues. Cependant, Antunes & Cappetta (2002) ont

figuré sous le nom de *Squalicorax* sp. des dents du Turonien supérieur de Iembe (Angola) présentant certaines similitudes avec *S. coquandi* nov. sp. (cuspidé élançé, tranchants sub-rectilignes). En revanche, elles s'en éloignent notamment par leur taille nettement inférieure ainsi que par leur encoche distale plus aiguë et anguleuse. Il convient enfin de noter la taille étonnement grande de *S. coquandi* nov. sp. pour son âge Cenomanien terminal. L'analogie entre les dents de *Squalicorax* et les dents supérieures de certaines grandes espèces pélagiques de *Carcharhinus* actuelles a été soulignée par Cappetta & Case (1999). Si les dents de *S. falcatus*, à couronne plus large et plus robuste, peuvent être comparées par exemple à celles de *C. longimanus*, *S. coquandi* nov. sp. rappelle par ses dents plus effilées une autre espèce océanique actuelle, *C. falciformis*.

Famille *incertae sedis*

Genre *Protoscyliorhinus* Herman, 1977

***Protoscyliorhinus magnus* Landemaine, 1991**

*1991 *Protoscyliorhinus magnus* Landemaine, p. 23, pl. 11, fig. 6 ; pl. 12, fig. 1-9.

Matériel : une trentaine de dents.

Provenance : Font-de-Benon, Cadeuil, Les Renardières, Fouras-Vauban, Port-des-Barques ? (Charente-Maritime), Traslemaine, la Buzinie, Montagan (Charente).

Age : Céomanien inférieur (B1, B2) et supérieur (G1).

Description : Ces dents présentent un fort bourrelet basilo-labial plissé surplombant la racine. Il y a une à deux paires de denticules très réduits et largement unis à la cuspidé principale.

Discussion : Les dents habituellement attribuées à ce genre présentent les mêmes caractéristiques morphologiques (bourrelet basilo-labial, ornementation) que certaines dents de *Cenocarcharias*. Ces deux genres pourraient être étroitement liés, voire synonymes. L'unique dent récoltée dans le Céomanien supérieur (G1) de Port-des-Barques diffère des autres spécimens charentais par sa taille plus grande et son ornementation plus marquée. Elle rappelle les dents décrites du Céomanien des Asturies (Espagne) par Bernardez (2002) sous le nom de « *Truyolsodontos estauni* » (*nomen nudum*). Celles-ci possèdent cependant des denticules plus développés, des plis plus accentués et une racine plus massive.

Superordre des Batomorphii Cappetta, 1980b

Ordre des Rajiformes Berg, 1940

Sous-ordre des Rhinobatoidei Fowler, 1941

Famille des Rhinobatidae Müller & Henle, 1838

Genre *Rhinobatos* Linck, 1790

« *Rhinobatos* » sp.

Matériel : une dizaine de dents.

Provenance : Fouras-Vauban (Charente-Maritime), Traslemaine, Montagan (Charente).

Age : Céno-manien inférieur (B2).

Description : Cette forme présente des dents assez larges, très légèrement cuspidées. La carène transversale est peu marquée. La luette médiane (uvula) est courte et arrondie.

Discussion : Le matériel du Céno-manien des Charentes est trop succinct pour autoriser une détermination précise. Bernardez (2002) a décrit un grand nombre de Rhinobatidae provenant du Céno-manien d'Espagne, offrant ainsi une base de comparaison. Leur différenciation demeure cependant difficile.

Famille des Hypsobatidae Cappetta, 1992

Genre *Pseudohypolophus* Cappetta & Case, 1975

***Pseudohypolophus mcnultyi* (Thurmond, 1971)**

Planche 3, Figure 14

*1971 *Hypolophus?* *mcnultyi* Thurmond, p. 220, fig. 12.

1975b *Pseudohypolophus mcnultyi* ; Cappetta & Case, p. 306.

1991 *Pseudohypolophus macnultyi* (*sic*) ; Landemaine, p. 30, pl. 15, fig. 1-7.

1999 *Pseudohypolophus mcnultyi* ; Cappetta & Case, p. 42, pl. 28, fig. 1-9 ; pl. 29, fig. 1-4, ?5-7.

2002 *Pseudohypolophus macnultyi* ; Bernardez, p. 321, pl. 59, fig. 1-4.

Matériel : environ 800 dents.

Provenance : Font-de-Benon, Cadeuil, Les Renardières, Fouras-Vauban, Ile Madame (Charente-Maritime), Traslemaine, la Buzinie, Montagan, l'Amas, le Mas (Charente).

Age : Céno-manien inférieur (B1, B2) et supérieur (D, E).

Description : Cette espèce est caractérisée par des dents massives, à couronnes sub-hexagonales peu élevées. La face occlusale est lisse et est légèrement bombée. La racine porte un net sillon, pouvant être très rarement dédoublé.

Discussion : Ce rajiforme à denture broyeuse est commun dans le Cénomaniens du Texas (Cappetta & Case, 1999), de France (Landemaine, 1991) et d'Espagne (Bernardez, 2002).

Rhinobatoidei incert. fam.

Genre *Squatirhina* Casier, 1947

***Squatirhina* sp.**

1991 *Squatirhina* sp. ; Landemaine, p. 32, fig. 10b.

Matériel : deux dents.

Provenance : Traslemaigne, la Buzinie (Charente).

Age : Cénomaniens inférieur (B2).

Description : Il s'agit de petites dents étirées mésio-distalement. Une nette carène transversale est présente, à partir de laquelle se développe une ébauche de cuspide. La luvette médiane de face linguale et le tablier de la face labiale sont peu distincts.

Discussion : Landemaine (1991) a déjà signalé la découverte de rares dents attribuables à ce genre dans le Cénomaniens inférieur de Chabonne (Vienne). Deux espèces de *Squatirhina* sont connues dans le Cénomaniens du nord-ouest de l'Europe : *S. thiesi* d'Angleterre (Underwood & Mitchell, 1999) et *S. westfalica* d'Allemagne (Müller & Diedrich, 1991). Cependant, l'état de nos rares spécimens n'autorise aucune attribution spécifique. Par ailleurs, Müller & Diedrich (1991) ont décrit de petites dents comme appartenant à une nouvelle espèce du genre *Pseudospinax* (*P. pusillus* : pl. 4, fig. 3-5 ; pl. 17, fig. 1). Celles-ci rappellent par leur morphologie les dents récoltées dans le Cénomaniens des Charentes.

Genre *Turoniabatis* Landemaine, 1991

***Turoniabatis cappettai* Landemaine, 1991**

Planche 3, Figure 1

*1991 *Turoniabatis cappettai* Landemaine, p. 26, pl. 60, fig. 1-7.

2002 *Turoniabatis cappettai* ; Bernardez, p. 323, pl. 60, fig. 1-7.

2003 *Turoniabatis cappettai* ; Vullo *et al.*, p. 185, pl. 2, fig. 5.

Matériel : une centaine de dents.

Provenance : Font-de-Benon, Cadeuil, les Renardières, Fouras-Vauban (Charente-Maritime), Montagan, la Buzinie, Traslemaine (Charente).

Age : Cénomaniens inférieur (B1, B2).

Description : Ces dents de petite taille montrent une couronne au contour ovale à losangique. Elles sont caractérisées par une surface occlusale relativement plane, ornée d'une carène transversale et de petits plis perpendiculaires au bord de la couronne. Les dents les plus antérieures sont très étroites et tendent à développer une cuspide.

Discussion : Cette espèce ne semble présente que dans le Cénomaniens de l'ouest de la France (Landemaine, 1991 ; Vullo *et al.*, 2003, 2005) et du nord de l'Espagne (Bernardez, 2002). En revanche, le genre *Turoniabatis* semble également présent, comme l'a d'ailleurs relevé Bernardez (2002), dans le Cénomaniens d'Allemagne (décrit sous le nom de *Germanobatos* par Müller & Diedrich, 1991) et du Texas (décrit sous le nom de ?*Dasyatidae* par Welton & Farish, 1993). Ces deux formes représentent des espèces bien distinctes de *T. cappettai* (plis irréguliers et anastomosés ou ornementation plus rugueuse et alvéolée).

Genre *Hamrabatis* Cappetta, 1991

***Hamrabatis bernardezi* sp. nov.**

Planche 3, Figure 5

1991 ?*Dasyatis* sp. ; Landemaine, p. 35, pl. 15, fig. 8, 9.

2002 *Hamrabatis sanchezi* Bernardez, p. 313, pl. 55, fig. 1-4 ; pl. 56, fig. 1-5 ; pl. 57, fig. 1.

2005 *Hamrabatis* sp. ; Vullo *et al.*, p. 99, fig. 2.7.

Materiel : une cinquantaine de dents.

Etymologie : espèce nommée en l'honneur à M. Enrique Bernardez pour ses travaux sur les sélaciens du Crétacé d'Espagne.

Holotype : Pl. 3, Fig. 5.

Localité-type : Fouras-Vauban (niveau 1), Charente-Maritime, France.

Horizon-type : Cénomaniens inférieur (sous-unité B2ms *sensu* Néraudeau *et al.*, 1997).

Autres gisements : Font-de-Benon (Charente-Maritime), Traslemaine, la Buzinie, Montagan (Charente) (Cénomaniens inférieur B1 et B2), l'Amas (Charente) (Cénomaniens supérieur D).

Diagnose : Petite espèce de *Hamrabbatis* caractérisée par une couronne losangique, légèrement plus large que longue. L'ornementation consiste en de petites alvéoles peu profondes.

Diagnose différentielle : Cette petite espèce de *Hamrabbatis* se distingue facilement des deux autres espèces préalablement décrites du Maastrichtien, *H. ornata* d'Égypte (Cappetta, 1991) et *H. weltoni* du Texas (Case & Cappetta, 1997), par ses dents nettement plus petites présentant une couronne moins étirée mésio-distalement.

Description : L'holotype (Pl. 3, Fig. 5) montre en une vue occlusale une couronne losangique, légèrement étirée mésio-distalement. Une faible carène est présente transversalement. L'apex est usé et l'ornementation consiste en des alvéoles irrégulières localisées sur les marges. En vue linguale, la dent est aplatie. La racine est presque deux fois plus étroite que la couronne. En vue basale, la racine est marquée par un profond sillon. Certaines dents présentent une couronne au contour hexagonale, aussi large que longue.

Discussion : Dans sa thèse non publiée, Bernardez (2002) a récemment décrit une nouvelle espèce de *Hamrabbatis*, *H. sanchezi*, à partir d'un abondant matériel provenant du Cénomanien des Asturies (nord de l'Espagne). Les dents du Cénomanien des Charentes, bien qu'elles montrent une ornementation plus accentuée et présente sur les deux faces, sont globalement similaires à la forme d'Espagne. La légère différence observée entre les deux populations résulte certainement d'un biais de préservation. La description originale de cette nouvelle espèce de *Hamrabbatis* par Bernardez (2002) n'a pas été publiée et *H. sanchezi* correspond donc à un *nomen nudum*. Par ailleurs, le genre *Hamrabbatis* a été à l'origine décrit du Maastrichtien d'Égypte (Cappetta, 1991), puis rapporté de dépôts contemporains du Texas (Case & Cappetta, 1997), de Syrie (Bardet *et al.*, 2000) et du Maroc (Pierre Zennaro, com. pers. 2003). Il est également présent dans le Turonien supérieur du Maroc (Cappetta, in prep.). Cette espèce cénomaniennne de *Hamrabbatis* se distingue principalement des formes maastrichtiennes *H. ornata* et *H. weltoni* par ses dents plus petites et plus étroites. Les dents de *H. bernardezi* avait été mises en évidence par Landemaine (1991) mais attribuées par erreur à un Dasyatidae du fait de leur morphologie. Cependant, leur couronne constituée d'orthodentine indique clairement leur appartenance aux Rajiformes et au genre *Hamrabbatis*.

Sous-ordre des Sclerorhynchoidei Cappetta, 1980

Famille des Sclerorhynchidae Cappetta, 1974

Genre *Onchopristis* Stromer, 1917

***Onchopristis dunklei* McNulty & Slaughter, 1962**

Planche 3, Figures 2, 3

- 1991 *Onchopristis dunklei* ; Landemaine, p. 27, fig. 8.
1993 *Onchopristis dunklei* ; Welton & Farish, p. 143, fig. 1-6.
1999 *Onchopristis dunklei* ; Cappetta & Case, p. 35, pl. 23, fig. 9, 10 ; pl. 24, fig. 1-8.
2002 *Onchopristis dunklei* ; Bernardez, p. 365, pl. 78, fig. 1-3.
2002 *Onchopristis dunklei* ; Case, p. 109, pl. 1, fig. 4.

Matériel : une dizaine de dents orales et environ 80 dents rostrales.

Provenance : Font-de-Benon, Les Renardières, Fouras-Vauban (Charente-Maritime), la Buzinie, Montagan (Charente).

Age : Cénomanien inférieur (B1 et B2).

Description : Les dents orales (Pl. 3, Fig. 2) sont de petite taille et présentent une cuspidé distincte et bien développée, recourbée vers l'arrière et munie d'expansions latérales tranchantes non denticulées. La face labiale montre en générale un tablier bien formé et proéminent. Les dents rostrales (Pl. 3, Fig. 2), très caractéristiques, peuvent atteindre une longueur d'environ 30 mm. Le pédoncule, large à sa base, est fortement plissé longitudinalement. La coiffe émaillée est comprimée dorso-ventralement. Ses deux faces sont lisses. La carène antérieure est simple alors que la carène postérieure porte trois ou quatre barbelures recourbées vers le pédoncule. Chacune des deux premières barbelures est parfois reliée au pédoncule par un léger pli oblique.

Discussion : *Onchopristis dunklei* est une forme bien caractéristique, connue dans l'Albien-Cénomanien d'Amérique du Nord (Welton & Farish, 1993 ; Cappetta & Case, 1999 ; Case, 2002) et le Cénomanien de France (Landemaine, 1991) et d'Espagne (Bernardez, 2002). Une espèce très proche (*O. numidus*) est présente dans le Cénomanien d'Afrique du Nord (Werner, 1989 ; Dutheil, 1999, 2000). Celle-ci se distingue par sa de taille beaucoup plus importante, par ses dents rostrales plus plissées postérieurement et ne présentant généralement qu'une seule barbelure distale.

Genre et espèce indéterminés

Planche 3, Figure 4

Matériel : environ une centaine de dents rostrales.

Provenance : Font-de-Benon, les Renardières, Fouras-Vauban (Charente-Maritime), Traslemaine, la Buzinie, Montagan (Charente).

Age : Céno-manien inférieur (B1 et B2).

Description : Ces petites dents rostrales (moins de 2 mm) présente un pédoncule et une coiffe de même longueur. La base du pédoncule tend à être bifide postérieurement. La coiffe est plus ou moins conique, recourbée postérieurement et dépourvue de véritable carène. De nets plis longitudinaux sont présents dans sa partie basale. Ceux-ci sont plus développés dans la région antérieure.

Discussion : L'ensemble de ces petites dents rostrales est identique aux quelques formes présentes dans le Céno-manien des Asturies (Espagne) et rattachées au genre *Ptychotrygonoides* selon l'interprétation de Bernardez (2002). Cette hypothèse implique l'appartenance de ce dernier genre au Sclerorhynchidae. Dans les localités de Font-de-Benon et de Fouras-Vauban (assemblage 4), de telles dents rostrales sont très fréquentes et sont associées à de nombreuses dents orales de type « *Ptychotrygon* » (décrites ci-dessous). Bien qu'aucun lien direct ne puisse être démontré, la présence d'un Sclerorhynchidae autre que *Onchoprists* dans le Céno-manien des Charentes est attestée par ces petites dents rostrales bien distinctes.

?Sclerorhynchoidei incert. fam.

Genre *Ptychotrygon* Jaekel, 1894

***Ptychotrygon* spp.**

Matériel : environ 350 dents.

Provenance : Font-de-Benon, Fouras-Vauban (Charente-Maritime), Traslemaine, la Buzinie, Montagan (Charente).

Age : Céno-manien inférieur (B1 et B2).

Description : ces petites dents (généralement moins de 1 mm) présentent un tablier plus ou moins proéminent, légèrement orné de quelques plis radiaux ou transversaux. La couronne est peu ou pas cuspidée. La face linguale montre une dépression articulaire bien marquée, avec le développement d'une petite arête transversale.

Discussion : l'ensemble de ces petites dents de *Ptychotrygon* représente certainement plusieurs espèces. L'une de ces formes est notamment très proche de *P. slaughteri*, bien connu du Céno-manien du Texas (Cappetta & Case, 1975b, 1999 ; Welton & Farish, 1993).

Cette espèce est également présente dans le Cénomanién inférieur des Asturies (Espagne) (Bernardez, 2002). Dans les assemblages du Cénomanién des Charentes, les dents de *Ptychotrygon* spp. se distinguent de celles du genre *Ptychotrygonoides* décrites ci-dessous par leur taille généralement plus réduite, leur ornementation moins prononcée, leur couronne moins cuspidée et la présence d'une arête délimitant vers le haut une dépression articulaire. L'identification précise de toutes ces petites formes de *Ptychotrygon* reste dans l'ensemble très difficile, et il est donc préférable de les laisser pour le moment en nomenclature ouverte. Notons enfin qu'une unique dent de type « sclerorhynchidé » a été récoltée dans le Cénomanién supérieur (unité D) de l'Amas (Pl. 3, Fig. 15). Celle-ci, de petite taille, est fortement cuspidée et présente une ornementation très réduite. Des dents similaires du Cénomanién moyen à supérieur des Asturies ont été décrites par Bernardez (2002). Il les attribua à une nouvelle espèce, *Ptychotrygonoides lamoldai* (*nomen nudum*), dont l'appartenance à ce genre, principalement basée sur la présence d'une cuspide, reste douteuse.

Genre *Ptychotrygonoides* Landemaine, 1991

***Ptychotrygonoides pouiti* Landemaine, 1991**

Planche 3, Figures 8, 9

1991 *Ptychotrygonoides pouiti* Landemaine, p. 29, pl. 14, fig. 1-6.

2002 *Ptychotrygonoides pouiti* ; Bernardez, p. 344, pl. 65, fig. 1-4, pl. 66, fig. 1-4, ?5.

2005 *Ptychotrygonoides pouiti* ; Vullo *et al.*, p. 101, fig. 2.8.

Matériel : environ 450 dents.

Provenance : Font-de-Benon, les Renardières, Fouras-Vauban (Charente-Maritime), Montagan, Traslemaine, la Buzinie (Charente).

Age : Cénomanién inférieur (B1, B2).

Description : ces dents, pouvant atteindre une largeur de 6 mm, sont caractérisées par leur cuspide pointue et leur face labiale ornée de plis radiaux denses et irréguliers. De plus, le tablier est proéminent. La face linguale est dépourvue de dépression articulaire.

Discussion : Bernardez (2002) a décrit de nombreuses formes de *Ptychotrygonoides* dans le Cénomanién-Coniacien des Asturies (Espagne), certaines devant correspondre à des juvéniles de *P. pouiti*, d'autres n'appartenant clairement pas à ce genre (Cappetta, 2004).

Genre *Archingeayia* nov. gen.

Type species : *Archingeayia sistaci* gen. nov. sp. nov.

Etymologie : du nom de la localité-type (la carrière de Font-de-Benon se situe sur les communes d'Archingeay-Les Nouillers).

Diagnose : très petit genre de rajiforme de type "*Ptychotrygon*", caractérisé par des dents avec une couronne haute, triangulaire et nettement cuspidée ; ornementation labiale absente ou très réduite, correspondant généralement à une ride basilo-marginale ; un unique pli labial, médian et vertical, peut également être présent ; ce pli bifurque vers le bas et délimite ainsi une protubérance linguale peu marquée ; présence d'une ou deux paires de légers plis linguaux verticaux ; compression labio-linguale relativement forte.

Diagnose différentielle : parmi les dents orales de Sclerorhynchidae, *Ptychotrygon* s.s. et les formes étroitement apparentées, *Archingeayia* se différencie tout d'abord clairement du groupe à « couronne en croix » présentant une protubérance labiale très développée et bien détachée, incluant les genres *Dalpiazia*, *Ischyrrhiza*, *Kiestus*, *Onchoprists*, *Pucapristis*, *Plicatoprists* et *Renpetia*. *Archingeayia* est en revanche plus proche des genres *Baharipristis*, *Biroprists*, *Borodinoprists*, *Celtipristis*, *Ctenoprists*, *Ganoprists*, *Libanoprists*, *Microprists*, *Ptychotrygon*, *Ptychotrygonoides*, *Sclerorhynchus*, *Texatrygon*. Cependant, les dents des espèces de *Ptychotrygon* montrent généralement une couronne faiblement cuspidée, bien ornementée et peu comprimée labio-lingualement. *Ptychotrygonoides*, *Sclerorhynchus*, *Ganoprists*, *Biroprists* et *Borodinoprists* présentent quant à eux une ornementation labiale radiale à partir de l'apex. *Celtipristis* montre une forte constriction entre la couronne et la racine. Les dents de *Libanoprists* et *Microprists* ont une ornementation réduite assez similaire, mais leur couronne est basse et peu ou pas cuspidée. Les dents de *Texatrygon* ont une couronne soit complètement lisse, soit présentant de nombreux plis basilo-labiaux, courts et verticaux. Les dents antérieures de *Ctenoprists* montrent une cuspide plus haute et mieux détachée. Les dents antérieures de *Baharipristis* ont une cuspide formant un crochet, fortement inclinée labio-lingualement.

Archingeayia sistaci gen. nov. sp. nov.

Planche 3, Figure 10

Matériel : une quinzaine de dents.

Etymologie : espèce nommée en honneur à M. Paul Sistac, étudiant en géologie ayant participé aux fouilles.

Holotype : Pl. 3, Fig. 10.

Localité-type : Archingeay-Les Nouillers, Charente-Maritime, centre-ouest de la France.

Horizon-type : Cénomaniens basal (unit B1cs *sensu* Néraudeau *et al.*, 1997).

Diagnose : la même que pour le genre.

Description : L'holotype (Pl. 3, Fig. 10) a une cuspide triangulaire, assez haute, légèrement usée à son apex. La face labiale est oblique lisse, excepté la présence d'une ride basale horizontale délimitant un bourrelet. La protubérance médio-linguale n'est pas très développée. La face linguale est plus abrupte, avec trois plis oblique n'atteignant pas l'apex. Il y a un bourrelet basilo-lingual bien distinct. L'uvula est assez bien différenciée. La racine est relativement peu élevée (environ $\frac{1}{4}$ de la hauteur totale). Elle est légèrement plus étroite que la couronne et présente une face basale typique avec deux lobes triangulaires.

Discussion : *Archingeayia* est basée sur des dents orales isolées. Les affinités systématiques de ce nouveau genre, tout comme *Ptychotrygon*, demeurent donc incertaines à cause de sa morphologie bien particulière. Dans la localité d'Archingeay-Les Nouillers, *Archingeayia* est présent en association avec *Ptychotrygonoides* et d'autres petites dents indéterminées de type "*Ptychotrygon*". Cependant, la présence d'un vrai Sclerorhynchidae est attestée par la découverte de nombreuses petites dents rostrales, qui semblent appartenir à un seul et même taxon. Pour le moment, il est préférable de ne pas tenter de relier ces dents rostrales à des quelconques dents orales. *Archingeayia* n'a pour le moment été découvert que dans le Cénomaniens basal d'Archingeay-Les Nouillers

Les dents d'*Archingeayia* présentent une morphologie particulière, avec une couronne érigée et cuspidée. Cependant, elles sont proches d'autres formes cénomaniennes, notamment de la formation de Bahariya (Egypte). En effet, Werner (1989) a fait correspondre par erreur aux dents rostrales d'*Onchopristis numidus* des dents orales, dont certaines montrent des ressemblances au niveau de la cuspide bien développée et du type d'ornementation (cf. pl. 22, fig. 1). Cependant, ces dents sont caractérisées par leur taille plus importante, leur racine plus large que la couronne, ainsi que par leur cuspide plus inclinée labio-lingualement. En fait, cette série de dents décrites par Werner doit être attribuée au genre *Kiestus*, récemment défini sur du matériel du Texas, et daté de la limite Turonien-Coniacien (Cappetta and Case, 1999). Les dents d'*Archingeayia* montrent également quelques affinités avec certaines dents (de position latérale) de *Baharipristis* (Werner, 1989, cf. pl. 29, fig. 2). Comme mentionné ci-dessus dans la diagnose différentielle, *Baharipristis* présente une forte hétérodontie monognathique et se distingue nettement de ce fait d'*Archingeayia*.

Genre *Engolismaia* nov. gen.

Type species : *Engolismaia couillardi* nov. gen. nov. sp.

Etymologie : d'après *Engolisma*, nom latin d'Angoulême.

Diagnose : très petit genre de rajiforme de type *Ptychotrygon*, caractérisé par des dents cuspidées dont la carène transverse développe une à deux paires de denticules latéraux distincts et arrondis, légèrement moins élevés que la cuspide principale. La protubérance médio-labiale relativement saillante porte une unique pustule formée à la base d'une ride médiane verticale. La racine est relativement haute.

Diagnose différentielle : *Engolismaia* diffère de tous les autres rajiformes par sa couronne nettement cuspidée munie d'une à deux paires de denticules arrondis et bien développés, ainsi que par son ornementation réduite à une ride et une pustule au niveau de la protubérance médio-labiale. Un genre monospécifique de Sclerorhynchidae, *Baharipristis*, peut aussi présenter une paire de denticules latéraux (cf. Werner, 1989; pl. 24, fig. 4), mais ceux-ci demeurent très réduits par rapport à la cuspide principale. De plus, en vue latérale, la cuspide principale de *Baharipristis bastetiae* n'est pas droite mais clairement inclinée lingualement.

***Engolismaia couillardi* nov. gen. nov. sp.**

Planche 3, Figures 11-13

Matériau : une quinzaine de dents.

Etymologie : espèce nommée en l'honneur à M. Alain Couillard, paléontologue amateur, pour son aide sur le terrain.

Holotype : Pl. 3, Fig. 11.

Localité-type : Traslemaie, les Chauvauds, Champniers près d'Angoulême, Charente, France.

Horizon-type : Céomanien inférieur (sous-unité B2gl *sensu* Néraudeau *et al.*, 1997).

Autres gisements : La Buzinie, Montagan, Charente (Céomanien inférieur B2)

Diagnose : la même que pour le genre.

Description : L'holotype (Pl. 3, Fig. 11) est une dent latérale, large de 0,9 mm. En vue occlusale, la couronne montre un tablier bien distinct, large et arrondi. Deux paires de denticules latéraux sont développées de manière symétrique de part et d'autre de la cuspide principale. Toutes les cuspides ont un apex arrondi. La ride basilo-labiale est nette. La cuspide principale a deux plis sub-verticaux sur sa face linguale. La dépression médio-linguale est assez

profonde. La racine, légèrement plus étroite que la couronne, présente une face basale plane, et porte deux foramens bien marqués sur la face linguale. Une dent antérieure est étroite, avec seulement un denticule latéral mal défini. L'autre côté correspond à un simple talon.

Discussion : *Engolismaia* est un élément très caractéristique de la faune de sélaciens des Charentes du fait de sa morphologie dentaire bien particulière. Il n'est présent que dans la partie orientale des Charentes, et sa répartition stratigraphique est limitée aux faciès glauconieux du milieu du Cénomanién inférieur (formation des « grès verts »).

Classe des Osteichthyes Huxley, 1880
Sous-classe des Actinopterygii Klein, 1885
Superdivision des Neopterygii Reagan, 1923
Division des Ginglymodi Cope, 1871
Ordre des Lepisosteiformes Hay, 1929
Famille des Lepisosteidae Cuvier, 1825

Genre et espèce indéterminés

Planche 4, Figure 1

Matériel : une dent.

Provenance : Fouras-Vauban (Charente-Maritime).

Age : Cénomanién inférieur (B2).

Description : L'unique spécimen correspond à une petite dent conique, longue de 4,6 mm. Le tiers basal de la couronne, peu émaillé, présente une surface ornée de nets plis longitudinaux. La partie supérieure est lisse, terminée par un petit capuchon apical d'acrodine.

Discussion : Cette dent présente les caractères permettant de l'attribuer aux Lepisosteidae (couronne conique, plis longitudinaux). Elle coïncide parfaitement avec les nombreuses descriptions de dents isolées récoltées dans le Crétacé supérieur d'Amérique du Nord (Case & Schwimmer, 1988), d'Amérique du Sud (Bertini *et al.*, 1993) ou encore d'Europe (Sauvage, 1897-1898 ; Buffetaut *et al.*, 1996 ; Sigé *et al.*, 1997 ; Grigorescu *et al.*, 1999). Les plus anciens représentants de ce groupe datent du Crétacé inférieur d'Afrique (genre *Paralepidosteus* de l'Aptien-Albien du Congo) (Casier, 1961) et d'Amérique du Sud (genre *Obaichthys* de l'Albien du Brésil) (Wenz & Brito, 1992). Au Cénomanién, les Lepisosteidae sont notamment représentés par les genres *Lepisosteus* (Werner, 1994) et *Oniichthys* (Cavin & Brito, 2001), respectivement du Soudan et du Maroc. Durant l'Albien-Cénomanién, ainsi que

pendant une grande partie du Crétacé supérieur, la répartition géographique de cette famille, plus ou moins liée au domaine continental, demeure principalement gondwanienne (Amérique du Sud et Afrique). Au niveau laurasiatique, les Lepisosteidae ne se rencontrent fréquemment en Amérique du Nord et en Europe qu'à partir du Campanien (Cavin *et al.*, 1996 ; Poyato-Ariza *et al.*, 1999a ; Gayet *et al.*, 2002), mais semblent toutefois y être présents dès le milieu du Crétacé (Jonet, 1981 ; Cifelli *et al.*, 1999 ; Eaton & Kirkland, 2003). La présence de Lepisosteidae en Europe dès le Cénomanién a en effet déjà été mise en évidence par Jonet (1981), avec la description de restes isolés (mâchoire, vertèbres, écailles) provenant du Cénomanién moyen du Portugal et décrits sous le nom de *Paralepidosteus cacemensis* (cette espèce, basée sur des restes fragmentaires non diagnostiques, doit être considérée comme un *nomen dubium*). A cela s'ajoute désormais la découverte d'une dent caractéristique dans le Cénomanién inférieur de Fouras-Vauban, ce qui constitue la plus ancienne occurrence du groupe connue à ce jour pour ce continent.

Division des Halecostomi Reagan, 1923 *sensu* Patterson, 1973

Ordre des Semionotiformes Arambourg & Bertin, 1958

Famille des Semionotidae Woodward, 1890

Genre et espèce indéterminés

Planche 4, Figures 4, 5

Matériel : une dizaine de fragments de plaques dentaires ; une quarantaine de dents isolées.

Provenance : Font-de-Benon, les Renardières, Fouras-Vauban, Ile Madame (Charente-Maritime), Montagan, l'Amas (Charente).

Age : Cénomanién inférieur (B1, B2) et supérieur (D).

Description : il s'agit de petites dents à base circulaire (Pl. 4, Fig. 4), hémisphériques ou légèrement coniques. De petits fragments de plaques dentaires (Pl. 4, Fig. 5) portent ce type de dents. Celles-ci sont disposées de manière irrégulière.

Discussion : Les petites dents isolées sont exactement identiques à celles décrites notamment décrites par Estes & Sanchíz (1982) et Pouech (2004), provenant respectivement du Barrémien-Aptien de Galve (Espagne) et du Berriasien de Cherves-de-Cognac (Charente). A l'image de ces deux références, le genre *Lepidotes* est très fréquent dans les faciès estuariens et lagunaires du Crétacé inférieur (Purbeckien-Wealdien) ouest-européen.

Ordre des Pycnodontiformes Berg, 1937 *sensu* Lehman, 1966

Famille des Pycnodontidae Agassiz, 1833 *sensu* Nursall, 1996

Genres et espèces indéterminés

Planche 4, Figures 3, ?6, ?7

Matériel : une dizaine de dentures vomérines et préarticulaires, complètes ou fragmentaires ; environ 750 dents isolées.

Provenance : Font-de-Benon, Cadeuil, les Renardières, Fouras-Vauban, Ile Madame, Port-des-Barques (Charente-Maritime), Traslemaine, la Buzinie, Montagan, l'Amas, le Mas (Charente).

Age : Cénomanien inférieur (B1, B2) et supérieur (D, E, G1).

Description : Les dents broyeuruses présentent une couronne de taille (de 1 à 10 mm en moyenne) et de forme variable (ronde, ovale, réniforme, subrectangulaire...). Leur surface est généralement lisse, mais peut aussi présenter de petits tubercules, rides ou aspérités. Des dents incisiformes, à couronne haute et aplatie antéro-postérieurement, peuvent également être reconnues.

Discussion : La grande variété de morphotypes dentaires présents parmi les nombreuses dents de Pycnodontidae récoltées atteste de la présence de plusieurs taxons. Il est cependant impossible de les dénombrer et de les identifier de manière précise sur la base de simples dents ou dentures isolées. Selon Poyato-Ariza & Wenz (2002), de telles dents ont souvent été rapportées au genre *Coelodus*, mais pourraient tout aussi bien appartenir au genre voisin *Ocloedus*. Certaines dents inférieures (préarticulaires) rappellent également celles du genre *Anomoeodus*, caractérisées par leur couronne réniforme effilée lingualement (Kriwet, 1999c ; Poyato-Ariza & Wenz, 2002). A ce genre semblent également se rattacher les formes du Cénomanien (supérieur ?) de la région d'Angoulême décrites par Coquand (1859) sous les noms de « *P. rochebruni* » (*sic*) et « *Pycnodus distans* » (Priem, 1912) (*nomina dubia*). Ce dernier taxon pourrait même provenir, selon Sauvage (1880c), du Campanien (« couches à *Ostrea vesicularis* »).

De très nombreuses dents en forme de crochet (Pl.) ont également été récoltées dans la plupart des assemblages du Cénomanien des Charentes. Il s'agit de dents pharyngiennes, bien connues sous le nom de *Stephanodus*. Elles sont soit considérées comme des dents de Pycnodontiformes, soit comme des dents de Tetraodontiformes (voir la discussion dans Kriwet, 1999c et Gayet *et al.*, 2001). De plus, des dents incisiformes (Pl.) présentant un bord

supérieur grossièrement crénelé ont été plus rarement découvertes. Celles-ci sont proches de celles décrites du Maastrichtien du Maroc et associées aux dents pharyngiennes de *Stephanodus libycus* (Arambourg, 1952). Il pourrait là aussi s'agir d'un type particulier de dent incisiforme appartenant à un Pycnodontiforme.

Genre *Coelodus* Heckel, 1854

« *Coelodus carentonensis* » (Coquand, 1859)

Figure 3.1 ; Planche 4, Figure 2

- 1859 *Gyrodus carentonensis* ; Coquand, p. 953.
 1879 *Cosmodus carentonensis* ; Sauvage, p. 48.
 1880b *Cosmodus carentonensis* (Coquand, 1859) ; Sauvage, p. 459, pl. 14, fig. 1.
 ?1974 ?*Gyrodus* sp. ; Slaughter & Thurmond, p. 33, fig. 2e.

Matériel : dentures et nombreuses dents isolées.

Provenance : Ile Madame (Charente-Maritime), l'Amas, le Mas (Charente).

Age : Cénomaniens supérieur (C4, D, E).

Description : cette espèce de grande taille (denture préarticulaire pouvant atteindre près de 10 cm) est caractérisée par des dents ornées de rides rayonnantes à partir d'une zone centrale rugueuse et déprimée. Un préarticulaire bien préservé présente trois rangées de dents

Discussion : cette forme bien caractéristique a été initialement rangée par Coquand (1859, 1860) dans le genre *Gyrodus*, puis dans le genre *Cosmodus* par Sauvage (1879, 1880b). Ce taxon doit en fait être rattaché au genre *Coelodus* (Priem, 1912 ; Kriwet, 2005). Sa répartition stratigraphique dans le Cénomaniens des Charentes se limite à la base de la partie supérieure de l'étage. Par ailleurs, le fragment de préarticulaire décrit sous le nom de ?*Gyrodus* sp. par Slaughter & Thurmond (1974) (Cénomaniens supérieur de la Formation de Bahariya) présente des dents similaires à celles de « *C. carentonensis* ».

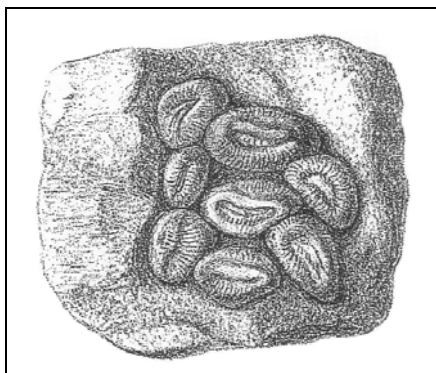


Figure 3.1. fragment de vomer de « *Coelodus carentonensis* » du Cénomaniens supérieur de Pont-de-Basseau (Angoulême, Charente). Spécimen type décrit par Coquand en 1859, puis figuré par Sauvage en 1880 (d'après Sauvage, 1880b). (taille non indiquée)

Ordre des Amiiiformes Huxley, 1861

Famille des Amiidae Bonaparte, 1837

Genre et espèce indéterminés

Planche 4, Figure 8

Matériel : ue quarantaine de dents.

Provenance : Font-de-Benon (Charente-Maritime), Traslemaine (Charente).

Age : Cénomanién inférieur (B1, B2).

Description : Il s'agit de petites dents à racine courte et cylindrique, et à couronne lancéolée munie de carènes.

Discussion : De telles dents, caractéristiques de la famille des Amiidae, ont également été décrites (sous le nom d'Eugnathidae) dans le Cénomanién du Portugal (Jonet, 1981), ainsi que dans le Cénomanién des Kem Kem (Dutheil, 2000). Estes & Sanchíz (1982) ont également décrit ce type de dent du Barrémien-Aptien d'Espagne. De petits fragments de plaques pharyngiennes, semblables à celles figurées par Jonet (1981) et Sigé *et al.* (1997), ont également été récoltées dans certains gisements (les Renardières, l'Amas). Cependant, il est difficile de discerner ce genre de matériel de certains restes de Semionotidae.

Actinopterygii incertae sedis

Genre Stromerichthys Weiler, 1935

« *Stromerichthys* » sp.

Planche 4, Figure 10

Matériel : une dizaine d'écailles.

Provenance : les Renardières (Charente-Maritime).

Age : Cénomanién inférieur (B1).

Description : Il s'agit d'écailles ganoïdes caractérisées sur leur face externe par des rides obliques accolées, plus ou moins continues. La ride centrale est plus développée que les autres.

Discussion : Ce taxon, classiquement rattaché aux Amiiiformes, demeure cependant très mal défini (os dermique crânien et écailles) et sa position systématique doit être considérée comme

incertaine. Par ailleurs, ce type d'écaille ne se rencontre au Cénomaniens qu'au Portugal (Jonet, 1981), au Maroc (Kem Kem) (Dutheil, 2000) et en Egypte (Bahariya) (Weiler, 1935).

Infra-classe des Teleostei Müller, 1845

Ordre des Pachycormiformes

Famille des Pachycormidae Woodward, 1895

Genre *Protosphyraena* Leidy, 1857

***Protosphyraena* sp.**

Figure 3.2a ; Planche 4, Figures 12, 13

Matériel : une dizaine de dents.

Provenance : Cadeuil, Les Renardières, Fouras-Vauban, Ile Madame (Charente-Maritime), Traslemaigne, Roullet, La Couronne (Charente).

Age : Cénomaniens inférieur (B1, B2) et supérieur (D).

Description : Les dents sont de taille variable (Pl. 4, Fig. 12), longues d'à peine 1 cm à environ 3 cm. Elles sont comprimées latéralement, et pourvues de bords tranchants. Le bord antérieur est légèrement convexe, alors que le bord postérieur est plus rectiligne vers l'apex, rendant ainsi la dent à peine courbée vers l'arrière. Les deux faces sont parfaitement lisses, l'émail montrant seulement de légères craquelures longitudinales, ainsi que de très fins plis de croissance transversaux.

Un fragment osseux (Pl. 4, Fig. 13), long d'environ 12 mm, correspond à l'extrémité distale de la nageoire pectorale. Ses bords sont finement dentelés et ses faces sont ornées de plis longitudinaux plus ou moins rectilignes. Un autre petit fragment (Fig. 3.2), long d'environ 4 mm, présente un bord muni de trois denticules sub-coniques, inclinés et alignés selon l'axe longitudinal. Il pourrait également s'agir du bord antérieur d'une nageoire pectorale.

Discussion : Les dents de *Protosphyraena* constituent un élément relativement rare mais régulièrement présent dans les dépôts du Cénomaniens de Charentes. Les anciens auteurs, comme Priem (1896) ou Leriche (1902), et plus récemment Longbottom & Patterson (2002) ont figuré diverses dents de *Protosphyraena* tout à fait similaires à nos spécimens, provenant du Crétacé supérieur ouest-européen et souvent rapportées à l'espèce *P. ferox* Leidy.

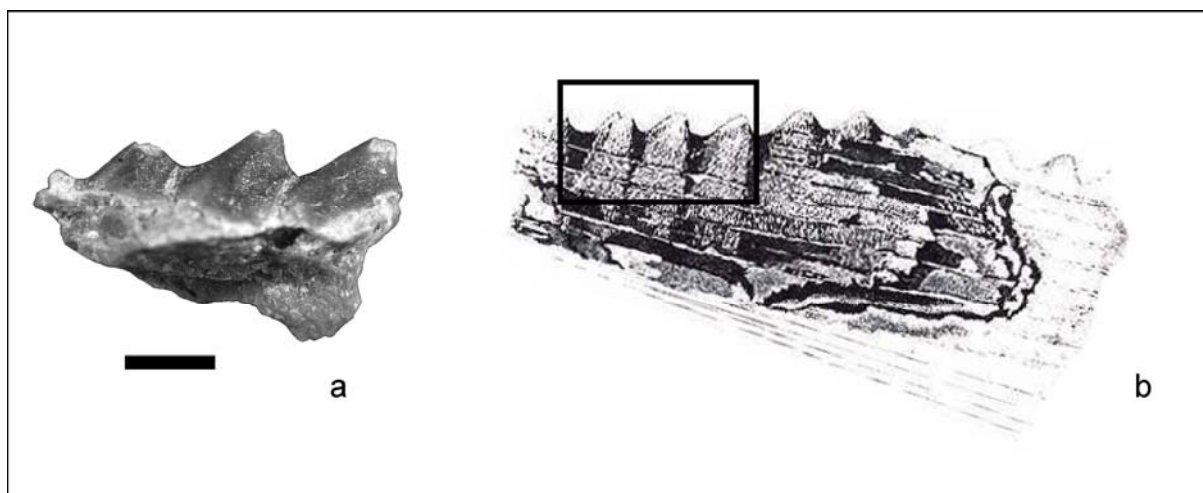


Figure 3.2. a : ?fragment de nageoire pectorale de *Protosphyraena* sp. du Cénomanién inférieur des Renardières ; b : bord antérieur incomplet de nageoire pectorale de *Protosphyraena* sp. du Crétacé supérieur d'Angleterre (d'après Mantell, 1822) (zone encadrée pour comparaison). Barre d'échelle pour (a) : 1 mm.

Le fragment de nageoire pectorale est tout à fait caractéristique du genre, semblable notamment au spécimen figuré par Longbottom & Patterson (2002). Cependant, notre spécimen est de petite taille et présente des dentelures à la fois sur le bord antérieur et sur le bord postérieur. L'attribution du fragment osseux de plus petite taille est quant à elle plus douteuse. Par sa morphologie, ce spécimen rappelle le bord antérieur caractéristique des nageoires pectorales du genre *Protosphyraena* (Fig. 3.2). Cependant, certains ostéichthyens possèdent des épines de nageoires montrant le même genre de dentelure, comme le spécimen d'Osteichthyes indét. (épine dorsale) figuré par Gayet *et al.* (2001). Il convient donc d'être prudent au niveau de la détermination de notre spécimen.

Ordre des Elopiformes Greenwood *et al.*, 1966

Sous-ordre des Albuloidei Greenwood *et al.*, 1966

Famille des Phyllodontidae *sensu* Estes, 1969

Genre *Paralbula* Blake, 1940

cf. *Paralbula* sp.

Planche 4, Figures 14, 15

Matériel : une dizaine de dents.

Provenance : Fouras-Vauban (Charente-Maritime), Montagan (Charente).

Age : Cénomaniens inférieur (B2)

Description : Il s'agit de petites dents circulaires, dépourvues de racine et à face apicale aplatie. Cette face présente de fins plis radiaires disparaissant dans la région centrale.

Discussion : Ce type de dents rappelle tout à fait, par leur ornementation constituée de plis rayonnant, celles de *Paralbula* (Estes, 1969). Ce genre est notamment connu au Crétacé supérieur avec l'espèce *P. casei* (Estes, 1969 ; Case & Schwimmer, 1988 ; Brinkman, 1990 ; Beavan & Russell, 1999 ; Brinkman *et al.*, 2004) du Campanien et du Maastrichtien d'Amérique du Nord. La présence de *Paralbula* sp. dans le Santonien de la Straight Cliffs Formation (Utah) (Eaton *et al.*, 1999 ; Eaton & Kirkland, 2003) constituait la plus ancienne occurrence du genre connue jusqu'à présent. Notons que *Paralbula* sp. a été décrit dans le Maastrichtien d'Espagne (Albaina, Pays Basque) (Poyato-Ariza *et al.*, 1999b).

De petites plaques dentaires, présentant des dents sub-circulaires peu élevées implantées irrégulièrement, sont ici rapportées aux Elopiformes (Pl. 4, Fig. 9).

Ordre des Aulopiformes Rosen, 1973

Sous-Ordre des Enchodontoidei Berg, 1940

Famille des Enchodontidae Lydekker, 1889

Genre *Enchodus* Agassiz, 1835

***Enchodus* sp.**

Planche 4, Figure 11

Matériel : environ 350 dents.

Provenance : Font-de-Benon, Les Renardières, Fouras-Vauban, Fouras Bois-Vert, Ile Madame (Charente-Maritime), L'Amas, Le Mas (Charente).

Age : Cénomaniens inférieur (B1 et B2) et supérieur (D).

Description : Il s'agit de dents effilées et pointues, présentant généralement une courbure sigmoïdale. Une carène est toujours présente en position antérieure, et une seconde peut se développer postérieurement, formant ainsi deux faces asymétriques. La base de la couronne porte des plis verticaux, limités à la partie postérieure.

Discussion : Les dents d'*Enchodus* sont très largement répandues dans les dépôts marins du Crétacé supérieur (Longbottom & Patterson, 2002). Des dents isolées provenant du Barrémien d'Espagne, très proches de celles récoltées dans le Cénomaniens des Charentes, ont été récemment décrites par Kriwet (2003).

Ordre des Ichthyodectiformes Bardack & Sprinkle, 1969

Sous-ordre des Ichthyodectoidei Romer, 1966

Famille des Ichthyodectidae Crook, 1892

Genre et espèce indéterminés

Matériel : une dizaine de dents.

Provenance : Les Renardières, Fouras-Vauban, Fouras Bois-Vert (Charente-Maritime), l'Amas (Charente).

Age : Cénomanien inférieur (B1, B2) et supérieur (D).

Description : Ce type de dent est caractérisé par une couronne fine et pointue, très légèrement courbée, et de section transversale ovale. La couronne est dépourvue de carène, et la surface de la fine couche d'émail est lisse. La base de ces dents est creuse.

Discussion : Landemaine (1991) a déjà mentionné, sans toutefois les figurer, la découverte de dents de cette famille dans le Cénomanien inférieur des Renardières, qu'il attribua à *Portheus* sp. Case & Schwimmer (1988) ont en revanche illustrée une dent isolée de *Xiphactinus* du Campanien des Etats-Unis. Celle-ci présente les caractéristiques retrouvées sur les dents du Cénomanien des Charentes.

Ordre des Perciformes Bleeker, 1859

Sous-Ordre des Scombroidei

Famille des Blochiidae Bleeker, 1859

Genre *Cylindracanthus*

***Cylindracanthus* sp.**

Matériel : une dizaine de fragments de rostres.

Provenance : les Renardières, Fouras-Vauban (Charente-Maritime), l'Amas (Charente).

Age : Cénomanien inférieur (B1, B2) et supérieur (D).

Description : Les restes retrouvés correspondent à des fragments de rostres cylindriques et cannelés, d'un diamètre mesurant 1 à 2 mm.

Discussion : Bien que rarement figuré, le genre *Cylindracanthus* est souvent mentionné dans les listes ichthyologiques du Crétacé supérieur et du Tertiaire d'Amérique du Nord (Fallaw,

1964), d'Afrique (Arambourg, 1952 ; Murray, 2000) et d'Europe (Kemp *et al.*, 1990 ; Poyato-Arizo *et al.*, 1999a ; Bonde, 2004). Deux espèces ont été décrites dans le Crétacé européen, *Cylindracanthus minor* (Agassiz, 1837) et *C. cretaceus* (Dixon, 1850). Landemaine (1991) et Vullo *et al.* (2005) ont rapporté la forme du Cénomaniens des Charentes à cette dernière espèce. Cependant, ces deux formes étant très proches, voire synonymes, il est préférable d'attribuer notre matériel très fragmentaire à *Cylindracanthus* sp.

Classe des Amphibia Linnaeus, 1758

Sous-classe des Lissamphibia Haeckel, 1866

Ordre des Anura Rafinesque, 1815

Famille, genre et espèce indéterminés

Figure 3.3 ; Planche 12, Figure 1

Matériel : une scapula droite.

Provenance : Font-de-Benon (Charente-Maritime).

Age : Cénomaniens inférieur (B1).

Description : L'unique élément attribuable à un anoure correspond à une scapula droite complète, mesurant 4,2 mm de long pour 2,4 mm de large. La face externe (vue latérale) est pratiquement plane, tandis que la face interne (vue médiane) est concave. La partie dorsale est très légèrement bifide, avec une expansion postérieure à peine plus développée que l'expansion antérieure. En vue latérale, les bords antérieur et postérieur sont nettement concaves. La région ventrale de la scapula présente une cavité glénoïde (*pars glenoidalis* ; articulation avec le coracoïde) sub-circulaire, placée postéro-latéralement. Le processus acromial (*pars acromialis* ; articulation avec la clavicule) est bien développé ventralement. L'encoche scapulaire, située entre la cavité glénoïde et le processus acromial est très peu marquée.

Discussion : La comparaison avec d'autres scapulas d'anoures reste limitée. Parmi les familles les plus souvent reconnues au Crétacé se trouve celle des Discoglossidae, regroupant des formes laurasiatiques connues dès le Jurassique moyen. Roček & Nessov (1993) ont décrit une scapula de Discoglossidae indéterminé provenant du Cénomaniens inférieur d'Ouzbekistan (pl. 13, fig. 5). Celle-ci diffère de notre spécimen par son encoche scapulaire très nette, par sa partie acromiale bien développée, ainsi que par l'élargissement de sa partie ventrale. Par ailleurs, Venczel & Csiki (2003) ont récemment décrit le genre *Paralatonina* du

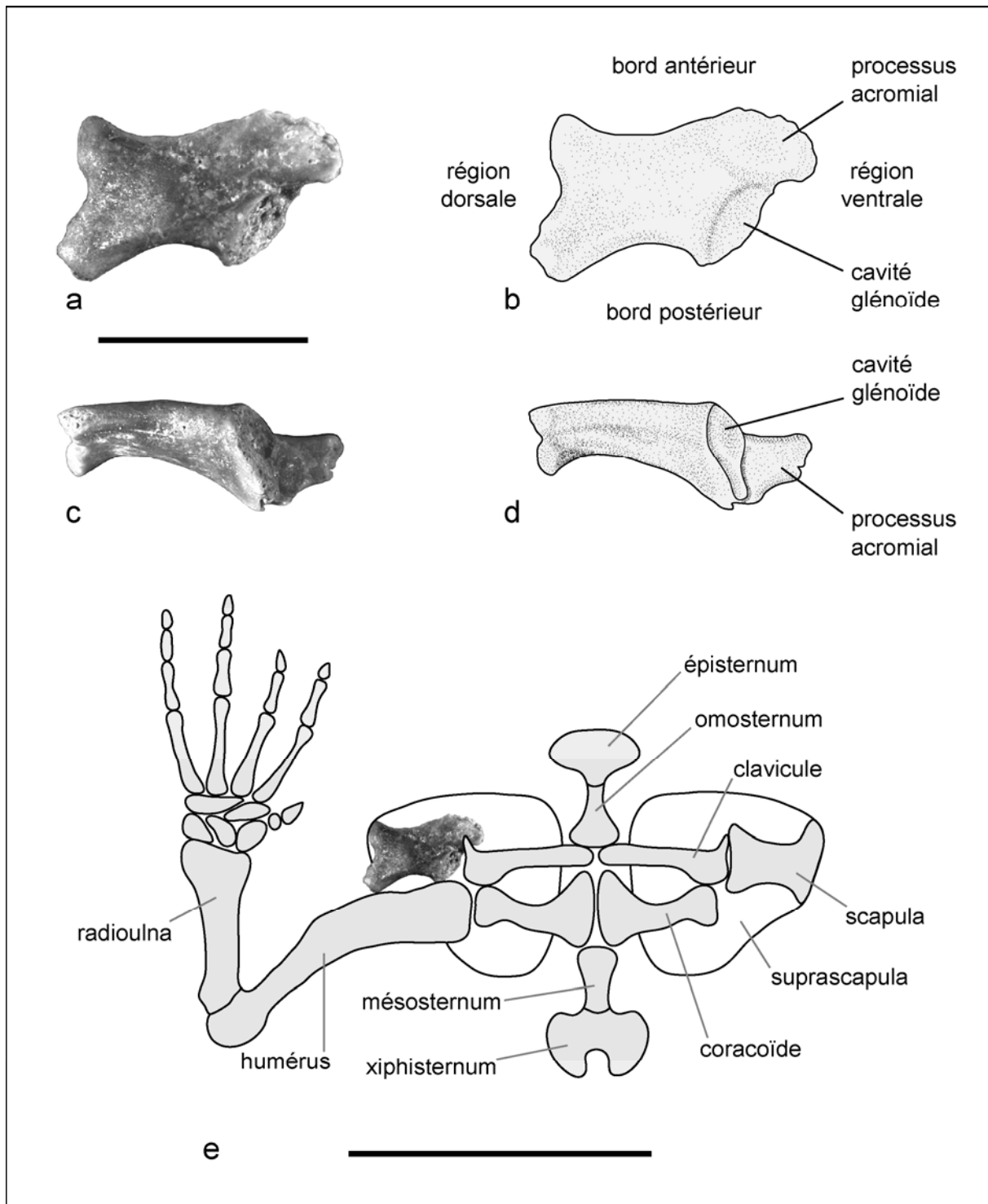


Figure 3.3. a-d : scapula droite d'Anura indéterminé du Cénomaniens inférieur de Font-de-Benon en vues latérale (face externe) (a, b) et postérieure (c, d) (orientation et légendes indiquées en b et d) ; e : schéma de la ceinture scapulaire et du membre antérieur droit d'anoure en vue ventrale (aplatis), et position anatomique du spécimen. Barres d'échelle : 3 mm (a-d) et 1 cm (e).

Maastrichtien de Roumanie, et en ont figuré deux scapulas incomplètes. L'encoche scapulaire est ici peu marquée, mais le bord postérieur est fortement concave. Enfin, le spécimen de Font-de-Benon montre également quelques affinités avec la scapula d'*Eodiscoglossus* figurée par Evans *et al.* (1990 ; texte-fig. 4a-c), comme la concavité du bord postérieur et l'orientation de la cavité glénoïde. Cependant, une quelconque attribution de notre spécimen à la famille des Discoglossidae demeure prématurée.

Aucun reste d'amphibien n'était jusqu'à présent connu dans le Cénomaniens européen, les dépôts marins étant peu propices à la préservation de tels éléments.

Classe des Reptilia Laurenti, 1768

Ordre des Chelonii Brongniart, 1800

Infra-ordre des Pleurodira Cope, 1864

Famille, genre et espèce indéterminés

Figures 3.4, 3.5 ; Planche 5, Figures 1, 2

Matériel : un pubis gauche et un pubis droit.

Provenance : Les Renardières (Charente-Maritime), La Buzinie (Charente).

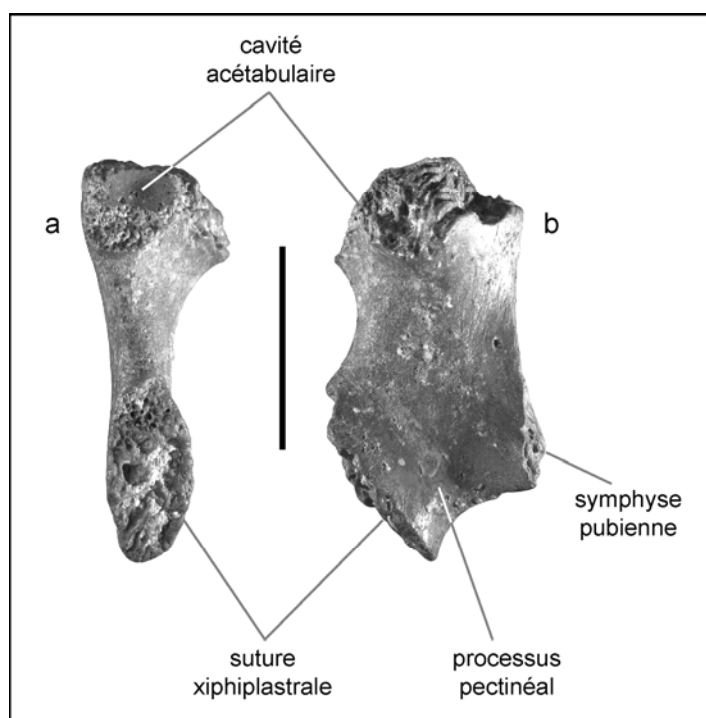
Age : Cénomaniens inférieur (B1, B2).

Description : Les deux pubis, mesurant 16 et 20 mm, présentent une morphologie similaire et appartiennent probablement au même taxon. Ils montrent une forte compression antéro-postérieure, avec des bords latéraux plus ou moins tranchants. Le processus pectinéal (ou latéral) est bien développé. La suture xiphiplastrale est elliptique. Les bords reliant cette suture à l'acétabulum et à la symphyse pubienne sont relativement courts et concaves.

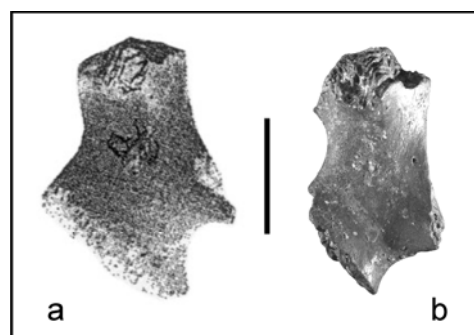
Discussion : La présence de tortues pleurodires dans le Cénomaniens des Charentes est attestée par la découverte de pubis présentant un processus pectinéal et une suture xiphiplastrale caractéristiques d'une ceinture pelvienne soudée au plastron. Ces pubis peuvent être comparés à celui du genre *Dortoka* (Dortokidae), pleurodire du Campanien-Maastrichtien de France et d'Espagne (Lapparent de Broin & Murelaga, 1996, 1999). Ils présentent le même type de morphologie, relativement robuste et trapue, avec des bords latéraux nettement concaves. Cependant, sur le matériel du Cénomaniens des Charentes, le processus pectinéal est proportionnellement moins large et la suture xiphiplastrale plus réduite. De plus, le processus portant la symphyse pubienne est placé en position basse et non médiane comme sur le pubis de *Dortoka*. Lapparent de Broin & Murelaga (1999) figurent également un pubis droit

incomplet appartenant au genre *Polysternon* (Bothremydidae). Celui-ci est nettement plus étiré dorso-ventralement, avec un processus pectinéal apparemment plus étroit et une symphyse pubienne située plus ventralement. Sur la base de la morphologie du pubis, le pleurodire du Cénomanien, pour le moment attribué à un Pleurodira indéterminé, semblerait donc plus proche des Dortokidae que des Bothremydidae. Par ailleurs, la plupart des gisements du Cénomanien inférieur ont livré de nombreux petits fragments de carapace lisse (Pl. 5, Fig. 3), malheureusement trop peu diagnostiques pour les rapporter avec certitude à des pleurodires ou des cryptodires.

Contrairement au Cénomanien européen, les dépôts de la région des Kem Kem (Maroc) ont livré plusieurs pleurodires Pelomedusoides de la famille des Podocnemididae et des Bothremydidae (Tong & Buffetaut, 1996 ; Lapparent de Broin, 2000 ; Gaffney *et al.*, 2002). Malheureusement, le matériel décrit consiste en des crânes et des carapaces, ne permettant pas de comparaison au niveau des os pubiens.



▲ **Figure 3.4.** Pubis gauche de chélonien pleurodire indéterminé du Cénomanien inférieur des Renardières. a : vue latéro-ventrale gauche ; b : vue postérieure (interne). Barre d'échelle : 1 cm.



▲ **Figure 3.5.** Pubis gauches de chéloniens pleurodires en vues postérieures (internes). a : *Dortoka vasconica* (MCNA 6723) du Campanien supérieur de Laño, Espagne (d'après Lapparent de Broin & Murelaga, 1999) ; b : Pleurodira indéterminé du Cénomanien inférieur des Renardières. Barre d'échelle : 1 cm.

Infra-ordre des Cryptodira Cope, 1868

Famille des Solemydidae Lapparent de Broin & Murelaga, 1996

Genre et espèce indéterminés

Planche 5, Figures 4-9 ; Planches 6, 7

Matériel : environ 90 fragments de carapace.

Provenance : Les Renardières, Fouras-Vauban, Fouras Bois-Vert (Charente-Maritime), Traslemaine, la Buzinie, Montagan (Charente).

Age : Cénomanien inférieur (B1, B2).

Description : Le matériel relativement bien conservé découvert dans le gisement de Fouras Bois-Vert montre qu'il s'agit d'une tortue de grande taille. Différentes parties de la carapace (carapace dorsale et plastron) ont été récoltées, suffisamment complètes pour être replacées anatomiquement. Tous les restes présentent une ornementation allant de tubercules plus ou moins marqués et circulaires, jointifs ou non, à des vermiculations de taille et de relief variable. Un hyoplastron droit et un hypoplastron gauche, tous deux incomplets, montrent sur leur périphérie un bourrelet dorsal ornementé.

Discussion : La famille des Solemydidae, avec le genre *Solemys*, est bien représentée dans les dépôts fluviatiles du Campanien et du Maastrichtien du sud de la France et du nord de l'Espagne (Lapparent de Broin & Murelaga, 1996, 1999). Ces cryptodires primitifs sont notamment caractérisés, outre leur taille importante, par leur décoration particulière (grains jointifs ou séparés, vermiculations) et par la présence d'un bourrelet dorsal sur le pourtour des lobes plastraux. Notre matériel possède ces caractères diagnostiques et peut donc être rapporté aux Solemydidae. Par comparaison avec des carapaces sub-complètes du Crétacé terminal, la forme du Cénomanien des Charentes devait présenter une taille similaire, avec une longueur de la carapace pouvant atteindre 70 à 80 cm.

Plusieurs formes présentant le même type d'ornementation ont été rapportées à la famille des Solemydidae par Lapparent de Broin & Murelaga (1996, 1999), dont certaines se rencontrent dans la partie moyenne du Crétacé (Albien-Cénomanien). On peut ainsi noter les genres *Trachydermochelys* de l'Albien d'Angleterre (*Cambridge Upper Greensand*) et *Naomichelys*, bien représenté dans les dépôts crétacés nord-américains (Cifelli *et al.*, 1999 ; Eaton *et al.*, 1999 ; Brinkman, 2003). Pour le Crétacé inférieur, la forme la mieux connue est *Helochelydra* du Wealdien (Valanginien-Barrémien) d'Angleterre. Hirayama *et al.* (2000) ont considéré les genres *Solemys*, *Helochelydra*, *Trachydermochelys* et *Naomichelys* comme synonymes juniors de *Tretosternon*, genre pourtant préalablement jugé invalide par Lapparent de Broin & Murelaga (1999). Dans l'attente d'une meilleure connaissance de ces formes

médio-crétacées, il est pour le moment préférable d'attribuer nos restes incomplets à un Solemydidae indéterminé.

Sous-classe des Archosauria Cope, 1869

Super-ordre des Crocodylomorpha Walker, 1970

Ordre des Crocodyliformes Hay, 1930

Clade des Mesoeucrocodylia Whetstone & Whybrow, 1983

Clade des Ziphosuchia Ortega *et al.*, 2000

Famille, genre et espèce indéterminés

Figure 3.6a ; Planche 8, Figures 11, 12

Matériel : deux dents.

Provenance : Fouras-Vauban (Charente-Maritime).

Age : Cénoomanien inférieur (B2).

Description : Deux petites dents mesurant à peine plus de 2 mm, présentant des carènes dentelées. Ces dents de type ziphodonte sont assez comprimées latéralement et très légèrement courbées. Les faces labiale et linguale sont lisses et renflées. Le tranchant mésial est fortement convexe. Une des dents montre une largeur maximum à mi-hauteur, avec un léger rétrécissement basal de la couronne (Fig. 3.6a ; pl. 8, fig. 11). Sur cette dent, les dentelures des deux carènes n'atteignent pas la base de la couronne.

Discussion : Au sein des Mesoeucrocodylia, le clade des Ziphosuchia constitue le groupe-frère des Neosuchia (*sensu* Ortega *et al.*, 2000). Il comprend des formes pourvues d'une denture ziphodonte (dents comprimées labio-lingualement et munies de carènes dentelées). Des dents isolées de ce type se rencontrent dans les dépôts crétacés, sans qu'elles ne puissent toutefois être attribuées avec certitude aux Ziphosuchia. Les dents découvertes dans le Cénoomanien des Charentes rappellent la morphologie de certaines dents de *Hamadasuchus* (Larsson & Sidor, 1999 ; Prasad & Lapparent de Broin, 2002) (Fig. 3.6e), genre récemment décrit du Cénoomanien inférieur de la formation marocaine des Kem Kem (Buffetaut, 1994). D'après Prasad & Lapparent de Broin, *Hamadasuchus* serait également présent dans l'Aptien du Cameroun et du Niger, où il fut attribué à l'origine au genre *Araripesuchus* par Buffetaut (1981) (« *A. » wegeneri*) (Fig. 3.6d). Cependant, les dents de ces formes africaines présentent généralement des faces plissées longitudinalement (Prasad & Lapparent de Broin, 2002), et non lisses comme sur nos spécimens. Le genre *Hamadasuchus* a été rapporté par Buffetaut

(1994) à la famille des Trematochampsidae, mal définie et considérée comme polyphylétique par Ortega *et al.*, 1995. *Trematochampsia* est désormais considéré comme un néosuchien (Buscalioni *et al.*, 2004), et la position systématique de *Hamadasuchus* a depuis été reconsidérée et ce genre doit être inclus au sein des Ziphosuchia (Prasad & Lapparent de Broin, 2002 ; Sues & Larsson, 2002 ; Buscalioni *et al.*, 2004).

Les dents de Fouras-Vauban sont également très proches d'une forme indéterminée du Maastrichtien du Deccan (Inde) (Prasad & Lapparent de Broin, 2002) (Fig. 3.6c), ainsi que de deux dents du Maastrichtien de Taveiro (Portugal) initialement décrites comme appartenant à un petit dinosaure ornithopode (Antunes & Sigogneau-Russell, 1992 : pl. III, figs. 9 et 10) (Fig. 3.6b), mais justement réattribuées par la suite à un crocodilien (Galton, 1996). Une des dents du gisement de Taveiro (TV 40) montre exactement la même morphologie (asymétrie de la couronne, carène antérieure plus convexe que la carène postérieure, faces lisses) qu'un de nos spécimens (Pl. 8, Fig. 11).

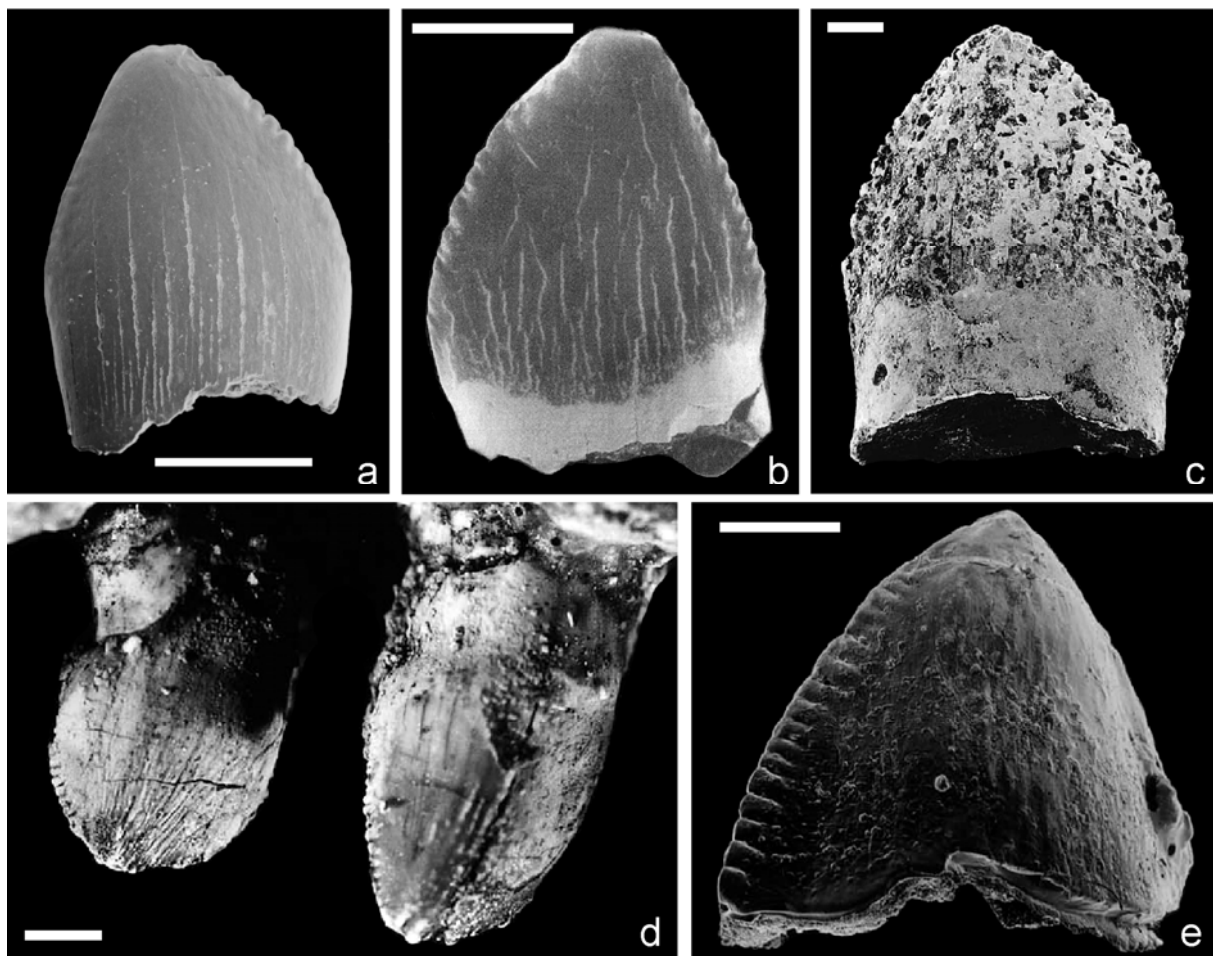


Figure 3.6. Dents de crocodiliens ziphodontes crétacés. a : dent de *Crocodylia* indéterminé du Cénomaniens inférieur de Fouras-Vauban (vue labiale) ; b : dent de ?*Doratodon* sp. du Maastrichtien

de Taveiro, Portugal (TV 40) (vue linguale) ; c : dent de *Ziphsosuchia* indéterminé du Maastrichtien de Naskal, Inde (VPL/JU/IR/109) (vue linguale) ; d : dents maxillaires de « *Araripesuchus* » *wegeneri* (= *Hamadasuchus wegneri* ?) de l'Aptien de Gadoufaoua, Niger (GDF 700) (vue labiale) ; e : dent de *Hamadasuchus rebouli* du Cénomani des Kem Kem, Maroc (MNHN (P) MRS 3104) (vue linguale ?). Barres d'échelle : 1 mm.

Un nouveau représentant des *Ziphsosuchia*, *Doratodon ibericus*, a récemment été décrit dans le Campanien de la région de Valence (Espagne) (Company *et al.*, 2005). Cette espèce de petite taille possède des dents similaires à celles du Portugal évoquées plus haut. Ces dernières sont ici rapportées avec précautions au genre *Doratodon*. La présence du genre *Doratodon* dans le Crétacé supérieur de la péninsule ibérique fournit de précieuses indications sur les probables affinités de la forme découverte à Fouras-Vauban. L'existence de crocodiles *Ziphsosuchia* en Europe au Crétacé, désormais confirmée pour la fin de la période, semble donc remonter au Cénomani avec la découverte d'une forme affine de *Hamadasuchus* et *Doratodon*.

Clade des Neosuchia Clark *in* Benton & Clark, 1988

Famille des Pholidosauridae Williston, 1902

Genre et espèce indéterminés

Planche 8, Figures 6, 7

Matériel : une dizaine de dents.

Provenance : Font-de-Benon, Les Renardières (Charente-Maritime), Traslemaine, la Buzinie, Montagan (Charente).

Age : Cénomani inférieur (B1, B2).

Description : Il s'agit de dents effilées dépassant généralement les 10 mm, relativement courbées et ornées de plis bien marqués et assez espacés. Leur section transversale est circulaire et la couronne est dépourvue de véritables carènes.

Discussion : Les restes de Pholidosauridae sont surtout présents dans les dépôts des faciès purbeckiens-wealdiens ouest-européens (Buffetaut *et al.*, 1989 ; Salisbury *et al.*, 1999 ; Salisbury, 2002 ; Bonde, 2004). Ces crocodiliens possèdent une denture homodonte, composée de fines dents nettement plissées et courbées. Estes & Sanchíz (1982), Winkler *et al.* (1990) et Fiorillo (1999) ont figuré sous le nom de ?Pholidosauridae de petites dents (respectivement du Barrémien d'Espagne et de l'Aptien-Albien du Texas et de l'Utah) tout à

fait similaires à celles récoltées dans le Cénomaniens des Charentes. De même, une grande ressemblance a été établie avec des dents provenant du gisement berriasien de Cherves-de-Cognac (Charente) (obs. pers. ; Pouech, 2004). Pour le Crétacé supérieur, des restes de Pholidosauridae indéterminés sont signalés à la limite Albien-Cénomaniens (Cedar Mountain Formation, Utah) (Cifelli *et al.*, 1999). Enfin, le genre *Terminonaris* (= *Teleorhinus*), phylogénétiquement placé entre les Pholidosauridae et les Dyrosauridae, est bien connu des dépôts turoniens d'Amérique du Nord (Wu *et al.*, 2001). Il a également été découvert dans le Cénomaniens supérieur de Bavière (Allemagne) (Buffetaut & Wellnhofer, 1980).

Famille des Goniopholididae Cope, 1875

Genre et espèce indéterminés

Planche 8, Figure 1

Matériel : une dizaine de dents.

Provenance : Cadeuil, Font-de-Benon, les Renardières, Fouras-Vauban (Charente-Maritime).

Age : Cénomaniens inférieur (B1, B2).

Description : La dent la mieux préservée dans son état actuel près de 1 cm de long. Elle est assez trapue et présente une section transverse circulaire. Elle possède deux carènes relativement discrètes. Les deux faces sont ornées de plis longitudinaux réguliers, parallèles, et séparés les uns des autres par des vallées concaves. Les plis descendent plus bas sur la face linguale que sur la face labiale.

Discussion : Les Goniopholididae constituent une famille bien représentée dans les faciès purbekien et wealdien d'Europe occidentale (Salisbury *et al.*, 1999 ; Salisbury, 2002). Le genre *Goniopholis* est notamment fréquent dans le Berriasien de Cherves-de-Cognac (Charente) (Buffetaut *et al.*, 1989 ; Billon-Bruyat, 2003). Les dents récoltées dans le Cénomaniens nord-aquitain sont morphologiquement très proches de celles du Purbeckien charentais figurées par Buffetaut *et al.* (1989) et Pouech (2004). Les Goniopholididae sont également bien répandus dans le Cénomaniens nord-américain, avec notamment cf. *Dakotasuchus* de la Cedar Mountain Formation (Utah) (Cifelli *et al.*, 1999) et *Woodbinesuchus* de la formation du même nom (Texas) (Lee, 1997).

Famille des Atoposauridae Gervais, 1871

Genre et espèce indéterminés

Planche 8, Figures 3-5

Matériel : environ 200 dents.

Provenance : Cadeuil, Font-de-Benon, Les Renardières, Fouras-Vauban (Charente-Maritime), Traslemaine, la Buzinie, Montagan (Charente).

Age : Cénomaniens inférieur (B1, B2).

Description : Il s'agit de petites dents dépassant rarement 5 mm, plus ou moins graciles. Les dents postérieures présentent une morphologie foliacée, caractérisée par une légère compression labio-linguale et une constriction basale. L'ornementation consiste en de fines côtes parallèles, relativement bien marquées. Celles-ci sont plus prononcées au niveau de la face linguale. Elles divergent aux abords des carènes, leurs donnant ainsi un aspect légèrement denticulé. Les dents de position plus antérieure sont plus effilées et moins comprimées labio-lingualement. L'ornementation est en revanche identique.

Discussion : La petite taille, la légère hétéroodontie (dents postérieures foliacées et comprimées devenant lancéolées en position plus antérieure) et l'ornementation composée de fines côtes régulières et parallèles divergeant au niveau des carènes constituent des caractères typiquement propres à la famille des Atoposauridae (Estes & Sanchíz, 1982 ; Kriwet *et al.*, 1997). Ce dernier caractère est particulièrement poussé chez *Theriosuchus* (Cuny *et al.*, 1991 ; Brinkmann, 1992 ; Thies *et al.*, 1997). Ce genre, notamment abondant dans le Berriasien de Charente (Pouech, 2004) aux côtés d'autre(s) atoposauridé(s) (Billon-Bruyat, 2003), pourrait bien être présent dans le Cénomaniens nord-aquitain. Il est cependant préférable, sur la base de dents isolées, de rapporter notre matériel à un Atoposauridae indéterminé. En Europe, les Atoposauridae sont connus du Bathonien à l'Aptien (Thies *et al.*, 1997). Les deux dents attribuées à cette famille par Galton (1996) correspondent en fait à un Ziphosuchia proche de *Doratodon* (voir ci-dessus). Par ailleurs, Cifelli *et al.* (1999) signalent la présence d'Atoposauridae dans le Cénomaniens basal de la Cedar Mountain Formation (Utah).

Famille des Bernissartidae Dollo, 1883

Genre *Bernissartia*

***Bernissartia* sp.**

Planche 8, Figures 2, 8-10

Matériel : environ 500 dents.

Provenance : Cadeuil, Font-de-Benon, Les Renardières, Fouras-Vauban (Charente-Maritime), Traslemaine, la Buzinie, Montagan (Charente).

Age : Cénomaniens inférieur (B1, B2).

Description : Les dents les plus caractéristiques correspondent à un morphotype tribodonte (adaptation au broyage). Il s'agit de dents globuleuses, plus ou moins elliptiques en vue occlusale et dépourvues de carènes. L'apex est souvent émoussé du fait de l'usure fonctionnelle. L'ornementation de l'émail consiste en de nombreux plis longitudinaux. Ces derniers sont fins et présents sur pratiquement toute la hauteur de la couronne. Les dents de position plus antérieure demeurent relativement massives. Elles sont néanmoins plus élevées, plus comprimées labio-lingualement, et présentent des carènes. Enfin, des dents effilées et courbées, très finement plissées, pourraient correspondre aux dents « caniniformes » situées à l'extrémité antérieure de la mâchoire.

Discussion : Le genre *Bernissartia* a souvent été mentionné ou même reconnu à partir de dents tribodontes isolées, caractéristiques, provenant du Crétacé inférieur et moyen ouest-européen (Buffetaut & Ford, 1979 ; Estes & Sanchíz, 1982 ; Buffetaut & Pouit, 1994 ; Salisbury, 2002). En Amérique du Nord, de tels morphotypes dentaires ont également été signalé dans des dépôts contemporains (Winkler *et al.*, 1990 ; Lee, 1997 ; Fiorillo, 1999). En se basant le plus souvent sur du matériel très roulé, Buffetaut & Pouit (1994) ont souligné la difficulté d'identification des dents tribodontes liée à l'existence de ce type de morphologie dentaire à la fois chez les Bernissartidae et chez certains Alligatoridae du Campanien-Maastrichtien européen. En effet, le genre *Acynodon* présente des dents postérieures de type tribodontes (Buscalioni *et al.*, 1997, 1999). Cependant, ces dernières diffèrent légèrement de celles de *Bernissartia* par leur aspect moins globuleux et leurs plis plus grossiers. De plus, les carènes forment avec une crête apicale une « ride en forme de fer-à-cheval » caractéristique (Buscalioni *et al.*, 1997, 1999). En ce qui concerne les dents récoltées dans le Cénomaniens des Charentes, celles-ci se rapprochent nettement plus des dents de *Bernissartia* et sont donc ici attribuées à ce genre.

Contrairement aux dents postérieures tribodontes, les dents situées en position plus antérieure, devenant de plus en plus caniniformes, demeurent plus difficiles à distinguer. Cependant, l'ornementation caractéristique constituée de plis denses et très fins nous permet de reconnaître les deux autres types de dents, l'un assez trappu et l'autre très gracile, rencontrés chez *Bernissartia* (cf. Buffetaut, 1975).

Un demi os crânien (frontal?) (Pl. 8, Fig. 13) et quelques petits ostéodermes (Pl. 8, Fig. 14) ont également été retrouvés associés aux dents de crocodiliens dans les assemblages du Cénomanién inférieur, sans qu'une identification précise ne soit possible.

Ordre des Saurischia Seeley, 1887

Sous-ordre des Theropoda Marsh, 1881

Infra-ordre des Tetanurae Gauthier, 1986

Super-famille des Carnosauria Huene, 1920

Famille des Carcharodontosauridae Stromer, 1931

Genre *Carcharodontosaurus* Stromer, 1931

***Carcharodontosaurus* sp.**

Figure 3.7b, c ; Planche 9, Figures 1, 2, ?3 , ?4

Matériel : deux dents ; six fragments ou dents incomplètes.

Provenance : Les Renardières (Charente-Maritime), la Buzinie, Montagan (Charente).

Age : Cénomanién inférieur (B1 et B2).

Description : Une dent du Cénomanién inférieur la Buzinie (pl. 9, fig. 1), correspondant à une couronne complète (hauteur : 26 mm ; longueur antéro-postérieure de la base : 15 mm), présente une morphologie relativement trapue. La couronne est faiblement recourbée vers l'arrière, l'apex ne dépassant pas l'extrémité postérieure de la base. La carène antérieure montre une courbure nette et régulière, alors que la carène postérieure est très légèrement sigmoïdale (faiblement concave dans sa partie médiane et convexe dans sa partie apicale). La dent étant incluse dans un bloc de grès, seule une des deux faces est visible. Celle si est faiblement convexe, indiquant une couronne relativement comprimée latéralement. La surface de l'émail présente une légère ondulation, surtout marquée au niveau de la carène postérieure, formant des plis parallèles arqués vers l'apex. Cette ornementation forme des bandes transverses latéralement et s'estompe au niveau de la partie antérieure de la couronne. Les dentelures sont fines et régulières, et leurs densités sont identiques sur les carènes antérieure et postérieure (2,80 dentelures/mm), donnant un DSDI (Denticle Size Difference Index : densité dentelures antérieures/densité dentelures postérieures) (Rauhut & Werner, 1995) égal à 1. Une autre dent sub-complète dont la partie basale est manquante, provenant également de la Buzinie (pl. 9, fig. 2), est tout à fait comparable à celle précédemment décrite. Sa taille

originelle devait être sensiblement plus élevée. Ce spécimen présente cependant une ornementation nettement plus prononcée.

Outre les dents découvertes la Buzinie, certains spécimens d'autres gisements, moins complets, peuvent correspondre à la même forme. Le spécimen le mieux préservé est une dent de 35 mm, réduite à sa moitié antérieure, et provenant du niveau 1 de Fouras-Vauban (pl. 9, fig. 3). Elle est relativement peu comprimée latéralement et montre à sa base une surface légèrement chagrinée. L'ornementation constituée de plis arqués est très atténuée, voire absente par endroit. Le bord antérieur présente une nette courbure. Les dentelures sont fines et régulières (densité = 2,6 dentelures/mm). Enfin, des fragments de couronnes (carènes) provenant du Cénomanién inférieur des Renardières (pl. 9, fig. 4) ou de Montagan présentent un émail plissé, caractéristique de l'ornementation décrite plus haut.

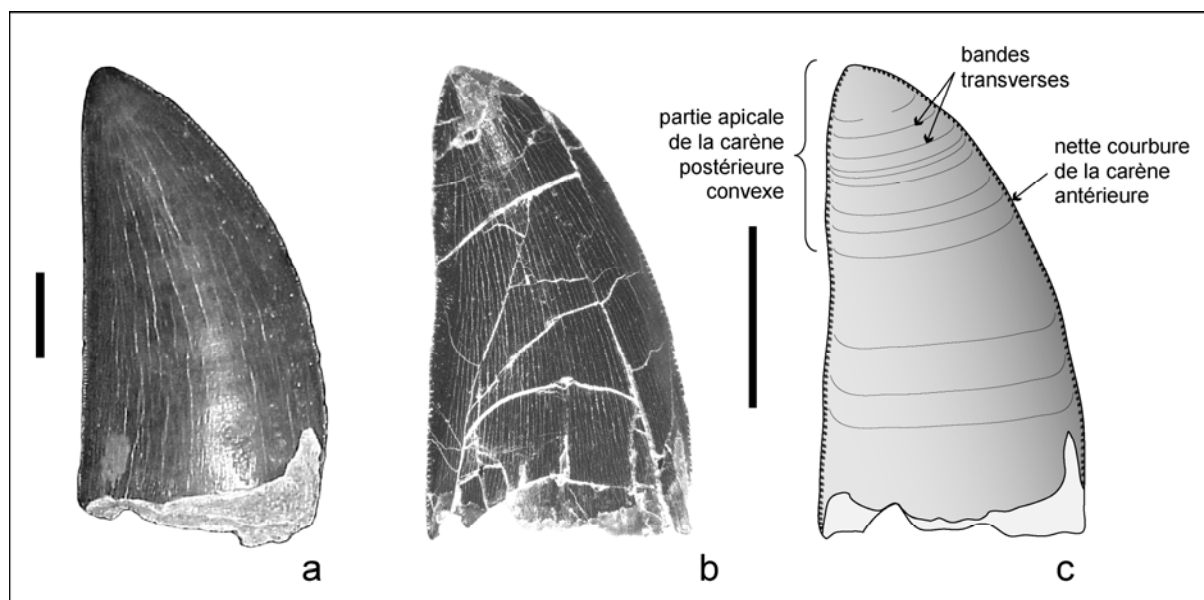


Figure 3.7. Dents de *Carcharodontosaurus* en vue latérale. a : *Carcharodontosaurus saharicus*, Formation des Kem Kem (Cénomanién), Maroc ; b, c : *Carcharodontosaurus* sp. du Cénomanién inférieur de la Buzinie. Barres d'échelle : 10 mm.

Discussion : Les dents du Cénomanién inférieur de la Buzinie sont pratiquement indiscernables de celles de *Carcharodontosaurus saharicus* (Fig. 3.7), taxon établi à l'origine sur du matériel dentaire de l'Albien du « Continental Intercalaire » d'Algérie (= *Megalosaurus saharicus* Depéret & Savornin, 1927), puis sur des restes squelettiques du Cénomanién de Bahariya en Egypte (Stromer, 1931). De telles dents ont depuis été largement décrites de l'Albien et du Cénomanién de l'ensemble de l'Afrique du Nord (Bouaziz *et al.*, 1988 ; Sereno *et al.*, 1996 ; Benton *et al.* 2000 ; Amiot *et al.*, 2004 ; Holtz *et al.*, 2004). Les spécimens charentais présentent en effet les mêmes caractères diagnostiques que ceux établis

par Sereno *et al.* (1996) pour les éléments dentaires de cette espèce : « carène postérieure que très légèrement concave à mi-hauteur et devenant convexe vers l'apex ; ornementation de l'émail correspondant à des bandes transverses formant des plis arqués à proximité des bords antérieur et postérieur de la couronne ». De plus, le DSDI obtenu pour l'unique dent complète (DSDI = 1) et la densité des dentelures observées (2,6 à 2,8 dentelures/mm) correspondent parfaitement aux valeurs indiquées par Amiot *et al.* (2004) à partir de matériel provenant de la région des Kem Kem (Maroc). La dent de Fouras-Vauban ainsi que les quelques fragments plissés des Renardières peuvent également être attribués, avec plus de précautions, au genre *Carcharodontosaurus*. Mornand (1989) a décrit deux dents découvertes dans les faluns miocènes de Doué-la-Fontaine (Maine-et-Loire) et remaniées du Cénomanién inférieur sous-jacent. Il les rapporta à *Carcharodontosaurus saharicus*, mais cette détermination a notamment été remise en doute par Le Lœuff & Buffetaut (1991) et Buffetaut & Pouit (1994). Enfin, il est intéressant de noter que des dents isolées de l'Aptien d'Argentine (Vickers-Rich *et al.*, 1999), de l'Aptien d'Espagne (Canudo & Ruiz-Omeñaca, 2003) et du Cénomanién-Turonien du Japon (Chure *et al.*, 1999) ont été récemment attribuées à de probables Carcharodontosauridae. Ajoutés au matériel d'Espagne, les spécimens des Charentes confirmeraient ainsi l'occurrence de ces théropodes dans le sud-ouest de l'Europe de l'Aptien au Cénomanién.

Trois autres genres sont classiquement rangés au sein des Carcharodontosauridae (Holtz *et al.*, 2004) : *Acrocanthosaurus* de l'Aptien-Albien d'Amérique du Nord (Oklahoma et Texas) ; *Giganotosaurus* de l'Albien-Cénomanién ou Cénomanién-Turonien d'Argentine ; *Neovenator* du Barrémien d'Angleterre (attribution plus douteuse). Les dents de ce dernier genre sont bien distinctes de celles de *Carcharodontosaurus*, notamment par leur carène postérieure nettement concave (Naish *et al.*, 2001).

Infra-ordre des Coelurosauria Huene, 1914

Clade des Maniraptora Gauthier, 1986

Famille des Dromaeosauridae Matthew & Brown, 1922

Genre et espèce indéterminés

Figure 3.8c ; Planche 9, Figures ?5, 6

Matériel : deux dents incomplètes.

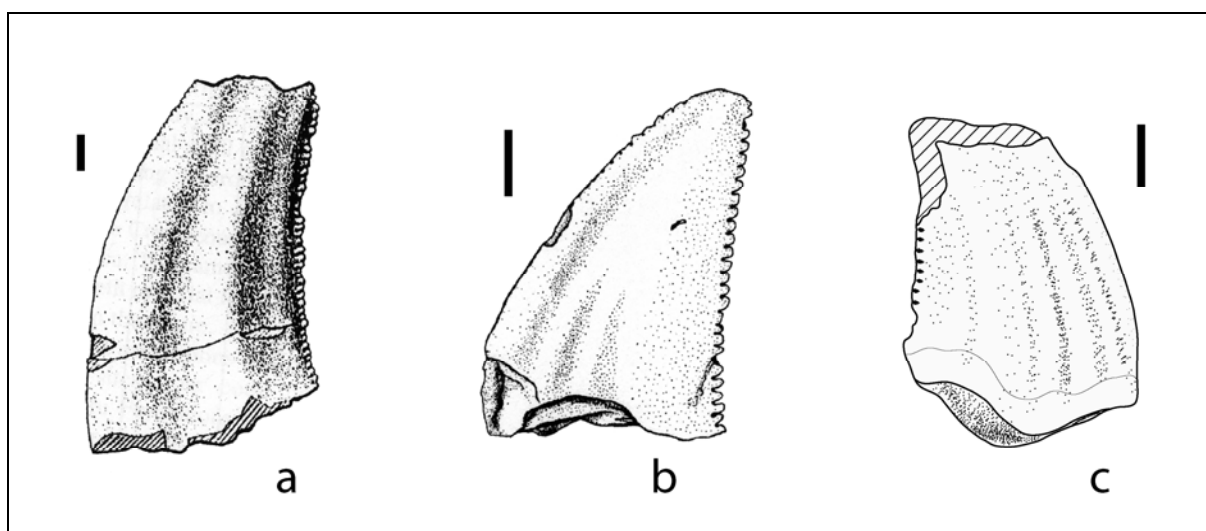
Provenance : Archingeay-Les Nouillers, Les Renardières, Fouras-Vauban (Charente-Maritime), La Buzinie, Montagan (Charente).

Age : Cénomanien inférieur (B1 et B2).

Description : Une dent de petite taille (pl. 9, fig. 6), dont la partie apicale est manquante, présente une couronne relativement peu comprimée (longueur de la base = 3,5 mm, largeur de la base = 1,7 mm), recourbée vers l'arrière. Sa hauteur devait être à l'origine d'environ 6,5 mm. La partie inférieure de la couronne est ornée de quelques plis longitudinaux assez prononcés, séparés par des facettes concaves. Le bord antérieur de la dent est non tranchant, arrondi. Dans l'éventualité de la présence d'une carène dentelée, celle-ci aurait donc été limitée à la région apicale. La carène postérieure, tranchante, porte des dentelures de petite taille (densité = 6 dentelures/mm).

Parmi les dents de théropodes indéterminés, une petite dent incomplète (pl. 9, fig. 5) provenant des Renardières, cassée à sa partie apicale mais ayant en partie conservé ses deux carènes, mesure dans son état actuel 5,2 mm de hauteur (à peine plus de 6 mm à l'origine ?). Elle présente une forte compression labio-linguale. Les dentelures sont mieux préservées sur le bord postérieur (densité = 4,2 dentelures/mm).

Discussion : La dent découverte dans les sables verts de la Buzinie correspond parfaitement aux petites dents décrites dans le Crétacé terminal (Campanien-Maastrichtien) européen (France, Espagne, Portugal, Roumanie) et nord-américain, et attribuées pour la plupart à des Dromaeosauridae Velociraptorinae (Buffetaut *et al.*, 1986 ; Currie *et al.*, 1990 ; Antunes & Sigogneau, 1992 ; Csiki & Grigorescu, 1998 ; Grigorescu *et al.*, 1999 ; Sankey, 2001 ; Sankey *et al.*, 2002 ; Canudo & Ruiz-Omeñaca, 2003).



◀ **Figure 3.8. (page précédente)** Dents de dinosaures théropodes Dromaeosauridae en vue latérale. a, b : Dromaeosauridae Velociraptorinae indéterminé (FGGUB R.1428 et 1580), Bassin de Hațeg (Maastrichtien), Roumanie (d'après Csiki & Grigorescu, 1998 ; Grigorescu *et al.*, 1999) ; c : Dromaeosauridae indéterminé du Cénomanién inférieur de la Buzinie. Barres d'échelle : 1 mm.

Ces dents sont caractérisées par une petite taille, une nette courbure et des dentelures nettement moins développées sur le bord antérieur que sur le bord postérieur (Norell & Makovicky, 2004). Deux dents, figurées par Csiki & Grigorescu (1998 : fig. 3a) et Grigorescu *et al.* (1999 : fig. 3.30), présentent le même type de plis longitudinaux sur les faces latérales (Fig. 3.8a, b). Par ailleurs, des dents similaires ont récemment été récoltées dans le Santonien de Hongrie (Ősi, 2004). Des dents attribuées à des Dromaeosauridae sont présentes dès le Jurassique supérieur (Kimméridgien du Portugal) (Zinke, 1998).

Cette famille est également connue en Europe dans le Crétacé inférieur à partir de dents isolées, notamment dans le Berriasien d'Angleterre (Milner, 2002b) et le Barrémien d'Espagne (Rauhut, 2002 ; Canudo & Ruiz-Omeñaca, 2003). Au Cénomanién, des restes isolés (principalement des dents) de Dromaeosauridae se rencontrent en Amérique du Nord, au Texas (Lee, 1997) et dans l'Utah (Kirkland & Parrish, 1995 ; Cifelli *et al.*, 1999 ; Eaton *et al.*, 1999) ainsi qu'en Afrique, au Soudan (Rauhut & Werner, 1995 ; Rauhut, 1999) et au Maroc (Amiot *et al.*, 2004).

Famille des Troodontidae Gilmore, 1924

Genre et espèce indéterminés

Figure 3.9e ; Planche 9, Figure 7

Matériel : une dent.

Provenance : Archingeay-Les Nouillers (Charente-Maritime).

Age : Cénomanién inférieur (B1).

Description : Une dent complète de très petite taille (1,6 mm de hauteur) présente une couronne comprimée latéralement, bien recourbée vers l'arrière. La face labiale est bombée alors que la face linguale présente une légère concavité médiane. Le tranchant antérieur est fortement convexe et non denticulé. En revanche, le tranchant postérieur, légèrement concave, porte quatre denticules plus ou moins bien développés et orientés vers l'apex. Ceux-ci sont séparés au niveau de la face linguale par de nets sillons. La taille des denticules décroît très

nettement depuis la partie apicale. La base de la couronne montre dans sa région antérieure une nette constriction.

Discussion : Les dents de Troodontidae sont caractérisées par une couronne généralement bien recourbée vers l'arrière, et présentant un rétrécissement basal. De plus, les denticules sont généralement bien développés, notamment au niveau du tranchant postérieur, où ils pointent vers l'apex (Currie, 1987 ; Currie *et al.*, 1990 ; Makovicky & Norell, 2004). Une dent prémaxillaire présentant sensiblement le même morphotype dentaire que notre spécimen a par exemple été décrite et illustrée par Sankey *et al.* (2002 ; fig. 4.27-30) et attribué au genre *Troodon*. Mesurant environ 5 mm, cette dent présente la même asymétrie des deux faces et quatre forts denticules sur le tranchant postérieur se réduisant progressivement vers la base. Les denticules du tranchant antérieur, également au nombre de quatre, sont nettement moins développés. Chez *Troodon*, la plupart des dents de la partie antérieure du dentaire possèdent une carène antérieure dépourvue de denticules. Ainsi, Currie (1987) a également figuré plusieurs petites dents tout à fait semblables, par l'ensemble de leur morphologie et notamment par ce dernier caractère, au spécimen du Cénomaniens des Charentes (Fig. 3.9).

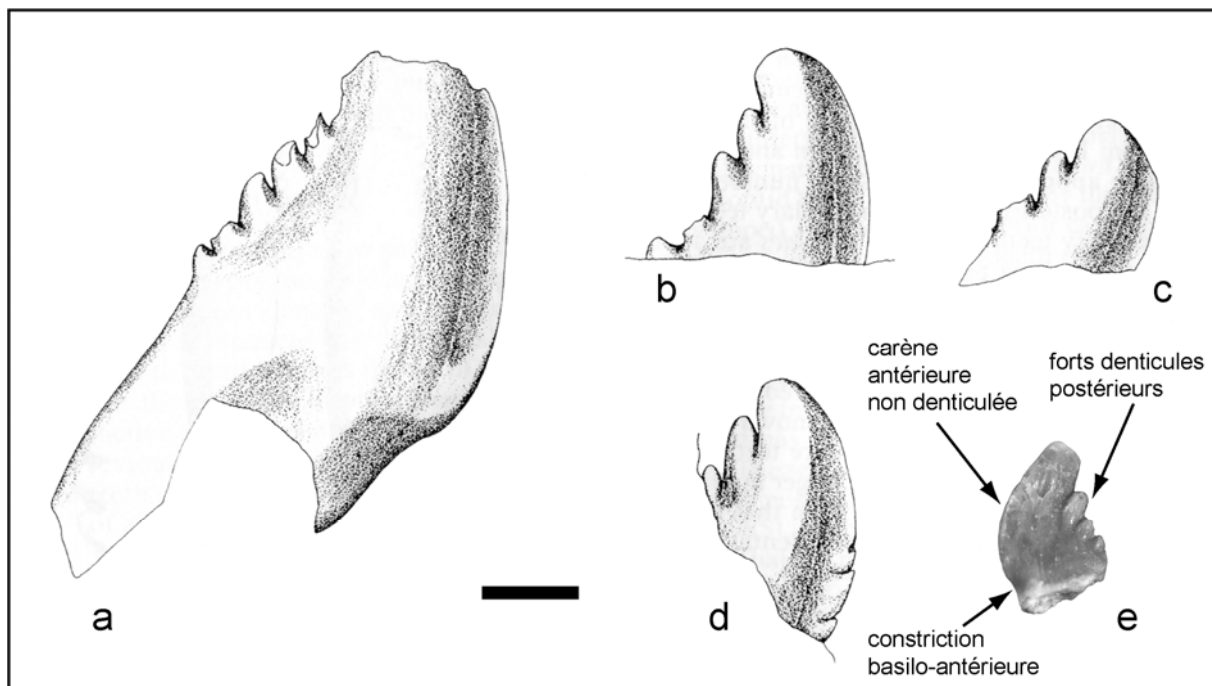


Figure 3.9. Dents de dinosaures théropodes Troodontidae en vue linguale. a-d : *Troodon formosus* (dents du dentaire ROM 1445), Judith River Formation (Maastrichtien), Montana (d'après Currie, 1987) ; e : Troodontidae indéterminé du Cénomaniens inférieur de Font-de-Benon. Barres d'échelle : 1 mm.

Ces théropodes de petite taille sont principalement présents dans le Crétacé (Barrémien-Maastrichtien) d'Asie (Mongolie, Chine), ainsi qu'en Amérique du Nord à la fin du Crétacé (Makovicky & Norell, 2004). Cifelli *et al.* (1999) et Eaton *et al.* (1999) ont également attribué à la famille des Troodontidae des dents isolées provenant du Cénomaniens de la Cedar Mountain Formation (genre et espèce indéterminés, cf. *Paronychodon* sp.) et de la Dakota Formation (cf. *Troodon* sp.), dans l'Utah.

Sous-ordre des Sauropodomorpha Huene, 1932

Infra-ordre des Sauropoda Marsh, 1878

Clade des Eusauropoda Upchurch, 1995

Clade des Neosauropoda Bonaparte, 1986

Clade des Titanosauriformes Salgado *et al.*, 1997

Famille, genre et espèce indéterminés

Figure 3.10c ; Planche 9, Figure 8

Matériel : une dent.

Provenance : Fouras-Vauban (Charente-Maritime).

Age : Cénomaniens inférieur (B2).

Description : L'unique dent découverte mesure 19 mm de long, pour 8 mm de large à sa base. Son état de préservation est bon, même si la partie médio-antérieure de la couronne et la racine sont manquantes. Son apex est légèrement recourbé postérieurement et lingualemment. En coupe transversale, la face linguale est légèrement convexe. Elle présente, dans sa région médiane, le long du bord antérieur, une fine incision de la surface de l'émail. La face labiale montre dans sa partie antérieure une zone fortement bombée, alors qu'une légère dépression concave se développe le long de la carène postérieure. Les carènes, arrondies, sont très mal définies, voire inexistantes pour le bord antérieur. L'émail présente, dans le tiers basal de la couronne, une surface chagrinée, ornée lingualemment de légers plis verticaux anastomosés. Enfin, une facette d'usure marque la partie antéro-apicale de la face linguale. Une facette de plus petite taille est également présente sur la partie médiane du bord postérieur.

Discussion : Les restes de sauropodes cénomaniens sont très rares en Europe. Hormis l'existence de pistes en Croatie (Mezga & Bajraktarević, 1999), quelques restes isolés et très fragmentaires ont pu être récoltés, notamment en France. Il s'agit d'une vertèbre de Titanosauridae provenant du Mans (Sarthe) (Buffetaut, 1989b) et d'une dent très mal

préservée, provenant des Renardières (Charente-Maritime), attribuée avec incertitude à cette même famille par Buffetaut & Pouit. (1994). Par ailleurs, plusieurs ossements découverts au XIX^{ème} siècle à Saint-Agnant (Charente-Maritime) ont été mentionnés par Boisselier (1881). Cependant, l'origine et l'âge exacts de ces restes demeurent incertains, du fait de la présence de dépôts purbeckiens dans ce secteur. En revanche, la documentation sur les sauropodes est nettement plus fournie pour le Crétacé inférieur, notamment en France (Allain & Pereda-Suberbiola, 2003), en Angleterre (Naish & Martill, 2001) ou encore en Espagne (Sanz, 1982 ; Sanz *et al.*, 1987 ; Rauhut, 2002 ; Pereda-Suberbiola *et al.*, 2003 ; Royo-Torres & Canudo, 2003 ; Ruiz-Omeñaca & Canudo, 2003). Selon les interprétations des différents auteurs, des camarasauridés, brachiosauridés, diplodocidés, rebbachisauridés et titanosauridés ont ainsi été reconnus, témoignant d'une assez grande diversité du groupe en Europe durant le Crétacé inférieur. Cependant, il convient de noter que la plupart des taxons, définis au XIX^{ème} siècle à partir d'os ou de dents isolés, sont invalides (*nomina nuda* ou bien *nomina dubia*) (Upchurch *et al.*, 2004).

L'unique dent découverte à Fouras-Vauban présente une association de caractères particulière : asymétrie et courbure apicale de la couronne, faces labiale et linguale convexes (face labiale fortement bombée et disparition de la concavité linguale lui conférant un aspect peu spatulé), carènes peu marquées et absence de dentelures. Son index de minceur SI (« slenderness index » défini par le ratio entre la hauteur et la largeur maximale de la couronne ; *sensu* Upchurch, 1998) est de 2,4. Elle se distingue tout de suite des dents de non-Neosauropoda tels que *Jobaria* (Hauterivien-Barrémien du Niger ; Sereno *et al.*, 1994, 1999), pourvues de carènes denticulées. Au sein des Neosauropoda, la dent de Fouras-Vauban diffère nettement, notamment par sa section transversale non circulaire, de celles observées de manière analogue à la fois chez les Titanosauriformes dérivés (Titanosauria) et les Diplodocoidea, et présentant une couronne (sub)cylindrique effilée (SI >4) (Kues *et al.*, 1980 ; Barret *et al.*, 2002, Candeiro *et al.*, 2004). De même, elle se distingue par sa forme assez élancée des dents larges et spatulées (en forme de cuillère) présentes chez *Camarasaurus* ou encore *Euhelopus* (SI compris entre 1,5 et 2,5) (Barret *et al.*, 2002 ; Buffetaut *et al.*, 2002 ; Royo-Torres & Canudo, 2003 ; Buffetaut & Suteethorn, 2004). Cependant, le sillon lingual présent sur la dent de Fouras-Vauban se retrouve sur certaines dents de *Camarasaurus* (Fig. 3.10a).

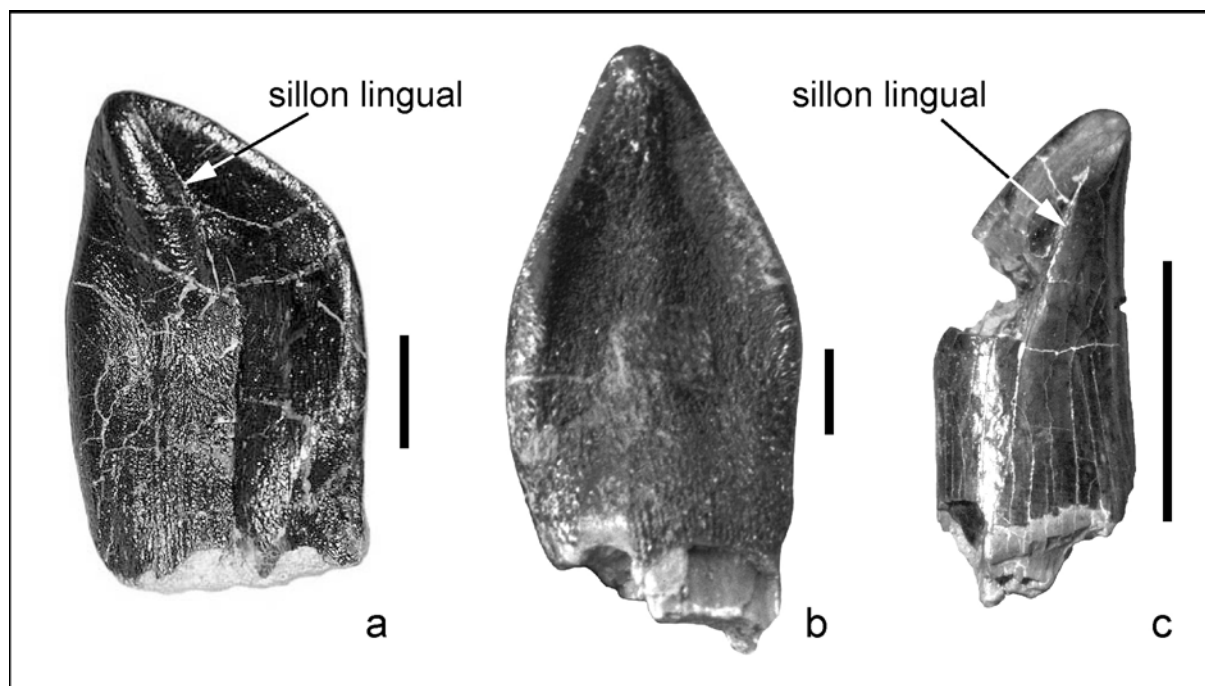


Figure 3.10. Dents de dinosaures sauropodes en vue linguale. a : *Camarasaurus* (Camarasauridae), Morrison Formation (Jurassique supérieur), Wyoming ; b : *Cedarosaurus* (Brachiosauridae), Cedar Mountain Formation (Crétacé inférieur), Utah ; c : dent du Titanosauriforme indéterminé de Fouras-Vauban. Barres d'échelle : 10 mm.

La dent de Fouras-Vauban montre également certaines affinités avec les dents de Titanosauriformes basaux, tels que *Brachiosaurus*, *Cedarosaurus* et *Pleurocoelus* (= *Astrodon* ?), dont le SI est compris entre 2 et 4 (Sanz, 1982 ; Lim *et al.*, 2001 ; Barret *et al.*, 2002). Les dents de petite taille provenant du Crétacé inférieur des Etats-Unis, d'Europe ou d'Afrique ont souvent été comparées ou rapportées dans la littérature aux différentes espèces de ces deux derniers genres (*Pleurocoelus nanus* Marsh, « *P. valdensis* » Lydeker et *Astrodon johnstoni* Leidy), classiquement considérés comme des brachiosauridés (Lull, 1911 ; Lapparent & Zbyszewski, 1957 ; Ostrom, 1970 ; Rich *et al.*, 1983 ; Winkler *et al.*, 1990 ; Cifelli *et al.*, 1999 ; Ruiz-Omeñaca & Canudo, 2003). Bien que demeurant dans l'ensemble légèrement spatulées, il est intéressant de noter que certaines de ces dents (Naish & Martill, 2001, Texte-fig. 8.6 ; Lim *et al.*, 2001, Fig. 1a, b et 2b) sont dépourvues de concavité linguale. Cependant, elles ne sont courbées que labio-lingualement et conservent ainsi une symétrie antéro-postérieure (Fig. 3.10b), ce qui les distingue du spécimen de Fouras-Vauban (Kirkland, comm. pers. 2005).

Enfin, il convient de signaler l'existence d'un morphotype dentaire proche de la dent de Fouras-Vauban chez certains titanosauridés basaux de l'Albien-Cénomaniens d'Argentine.

En effet, Calvo (1999, p. 25, Fig. 10) décrit une dent asymétrique de taille modérée (21mm de long pour 8 mm de large), assez comprimée et inclinée lingualement. Il indique également la présence de ce morphotype (« cone-chisel-like teeth » *sensu* Calvo, 1994), similaire aux dents de *Brachiosaurus* et *Pleurocoelus*, chez des titanosauridés basaux sud-américains tels que *Andesaurus*.

La position systématique précise du sauropode de Fouras-Vauban demeure donc incertaine. Si son appartenance aux Titanosauriformes semble clairement établie, il est pour le moment difficile de trancher entre un brachiosauridé dérivé et un titanosauire basal. Par ailleurs, il est intéressant de noter au niveau régional la présence avérée d'un camarasauridé dans le Berriasien de Cherves-de-Cognac (Charente) (Le Lœuff *et al.*, 1996 ; Billon-Bruyat, 2003).

Ordre des Ornithischia Seeley, 1888

Sous-ordre des Thyreophora Nopcsa, 1915

Super-famille des Ankylosauria Osborn, 1923

Famille des Nodosauridae Marsh, 1890

Genre et espèce indéterminés

Planche 10, Figures 1, 2

Matériel : deux dents.

Provenance : La Buzinie (Charente).

Age : Cénomanien inférieur (B2).

Description : Le premier spécimen (Pl. 10, Fig. 1) correspond à une dent complète, munie de sa racine (hauteur totale : 7 mm). La couronne, plus large que haute, est triangulaire. Elle possède à la base de l'une des deux faces un cingulum peu développé et légèrement érodé. L'autre face, en partie masquée par la gangue, semble ne présenter qu'un faible bourrelet, marqué surtout sur les parties latérales. Les deux arêtes sont pratiquement de même longueur et portent chacune six denticules. La taille de ces denticules est légèrement plus grande dans la région médiane des arêtes. Les deux faces, sont lisses, hormis les craquelures longitudinales et les courts sillons séparant les denticules. La limite entre la couronne et la racine est marquée par un net rétrécissement. En vue mésiale ou distale, la couronne et la racine sont alignées.

Le second spécimen (Pl. 10, Fig. 2) ne représente qu'une demi-couronne, clivée selon le plan mésio-distal (hauteur : 5,2 mm). Plus haute que large, elle montre en vue latérale une légère asymétrie due à une faible courbure vers l'arrière. La face préservée (linguale?) possède un fort bourrelet basal, montant plus haut postérieurement qu'antérieurement. Les arêtes, de longueurs inégales, sont munies chacune de quatre denticules bien développés. La surface de l'émail est par endroit légèrement chagrinée.

Discussion : Ces dents, malgré leur mauvais état de préservation, peuvent être attribuées à un ankylosaure nodosauridé. En effet, les faces dépourvues de sillon, les denticules relativement plus développés, le cingulum plus prononcé et la racine située dans le même plan que la couronne permettent de les différencier des dents morphologiquement très similaires de certains hypsilophodontidés (Galton, 1995, 1999 ; Norman *et al.*, 2004) (identification confirmée par les communications personnelles de Carpenter, Galton, Norman et Pereda-Suberbiola, 2005). Le premier spécimen est morphologiquement très proche (couronne triangulaire symétrique plus large que haute) de la dent du Cénomanién moyen de Touraine décrite par Buffetaut & Brignon (1999). Celle-ci est à peine plus grande et possède huit denticules sur chacune de ces arêtes. La seconde dent rappelle quant à elle (asymétrie, denticulation, cingulum renflé) certaines des dents figurées par Carpenter (1990), Coombs (1990, 1995) ou encore Lee (1997 ; fig. 5.10-11).

Au Cénomanién, plusieurs formes de nodosauridés sont présents en Amérique du Nord (Carpenter & Kirkland, 1998), notamment au Texas (Lee, 1996, 1997) et dans l'Utah (Carpenter *et al.*, 1999 ; Cifelli *et al.*, 1999 ; Eaton *et al.*, 1999). En Europe, le Cénomanién n'avait jusqu'à présent livré que quelques restes (ostéodermes et dent) d'Angleterre décrits sous le nom d'*Acanthopholis horridus* (Huxley, 1867), auxquels s'ajoute la dent isolée provenant de Touraine mentionnée plus haut (Buffetaut & Brignon, 1999). Au sein des nodosauridés, la forme européenne la mieux connue correspond au genre *Struthiosaurus*, du Campanien-Maastrichtien de France, d'Espagne, d'Autriche et de Roumanie (Astibia *et al.*, 1990 ; Pereda-Suberbiola, 1992 ; Buffetaut *et al.*, 1997 ; Garcia & Pereda-Suberbiola, 2003 ; Vickaryous *et al.*, 2004). Les dents de *Struthiosaurus* sont d'ailleurs assez proches de nos spécimens (cf. Garcia & Pereda-Suberbiola, 2003 ; fig. 4a, b).

Sous-ordre des Ornithopoda Marsh, 1881

Infra-ordre des Iguanodontia Dollo, 1882

Super-famille des Iguanodontoidea Sereno, 1986

Famille, genre et espèce indéterminés

Figures 3.11b, 3.12c ; Planche 10, Figures 3-5.

Matériel : 4 dents, une ulna droite complète et une extrémité distale de tibia droit.

Provenance : Fouras-Vauban et Fouras-Bois Vert (Charente-Maritime), ?Traslemaine (Charente).

Age : Cénomanien inférieur (B2).

Description : Quelques restes osseux et dentaires attestent de la présence d'un ornithopode dans le Cénomanien des Charentes. Une dent relativement complète et bien préservée (Pl. 10, Fig. 4) a été découverte à Fouras-Bois Vert (Vullo *et al.*, 2005). Cette dent, dont les parties apicale et radiculaire ne sont néanmoins pas conservées (hauteur : 9,7 mm), possède des carènes bien dentelées. Ces dentelures décroissent depuis l'apex pour disparaître au niveau de la partie la plus large de la couronne, les carènes formant alors une sorte de bourrelet. La face émaillée porte une crête médiane longitudinale, très proéminente, délimitant deux facettes concaves. Il pourrait s'agir d'une dent maxillaire du fait de son allure trapue et de l'absence de courbure. Trois autres dents, provenant du gisement voisin et contemporain de Fouras-Vauban ont également été récoltées. Celles-ci sont néanmoins très incomplètes et mal préservées, et ne sont reconnaissables que par leur crête longitudinale proéminente. De même, le Cénomanien inférieur (B2) de Traslemaine (Charente) a livré un fragment de dent similaire pouvant appartenir, avec incertitude, à cet ornithopode.

Dans le gisement de Fouras Bois-Vert, une ulna droite (Pl. 10, Fig. 3) et une extrémité distale de tibia droit (Pl. 10 ; Fig. 5) ont été découvertes, associées à la dent précédemment décrite (Néraudeau *et al.*, 2003). L'ulna, d'une longueur totale de 25,5 cm, est pratiquement complète et peu endommagée. L'extrémité proximale est élargie et présente un processus olécrânien bien développé. La face antérieure du processus olécrânien montre une concavité (zone d'articulation avec l'humérus). Une crête antéro-proximale proéminente se développe longitudinalement, sur une dizaine de centimètres. Deux concavités se trouvent délimitées de part et d'autre de cette crête, l'une d'elle étant destinée à recevoir le radius. Au niveau de la région diaphysaire, le diamètre de l'ulna diminue légèrement jusqu'aux deux tiers de la longueur totale, pour ensuite ré-augmenter dans le tiers distal. L'extrémité distale, peu élargie, est légèrement comprimée transversalement et très faiblement incurvée.

L'extrémité distale du tibia droit est étirée transversalement (largeur maximale : 8 cm). Les malléoles, fortement endommagées, sont séparées par une concavité bien marquée. La

malléole externe, s'étendant distalement, est plus développée que la malléole interne. La face antérieure est plane, alors que la face postérieure est convexe.

Discussion : Les premiers restes d'ornithopodes à avoir été découverts dans le Cénomaniens des Charentes, à savoir les os de Fouras Bois-Vert, ont été initialement attribués à un Iguanodontidae (?*Iguanodon*) par Néraudeau *et al.* (2003). En effet, leur appartenance à un Hadrosauridae avait été rejetée du fait de la présence d'un processus olécrânien bien développé au niveau de l'extrémité proximale de l'ulna. Cependant, Kirkland (1998) a figuré, dans son travail décrivant l'Hadrosauridae basal *Eolambia* (Albien terminal-Cénomaniens basal de l'Utah, Upper Cedar Mountain Formation), trois ulna appartenant à différentes classes d'âge (18, 19 et 54 cm de longueur). Il est intéressant de noter que le spécimen OMNH 28917 (Kirkland, 1998, cf. Figs 8-I et 9-B) présente également un processus olécrânien bien distinct et étiré proximement (Fig. 3.11c), contrairement aux hadrosaures dérivés du Crétacé terminal, chez qui ce processus est très réduit (Fig. 3.11d). De plus, ce spécimen montre d'autres points communs avec l'ulna de Fouras Bois-Vert, comme la morphologie générale assez effilée, le développement similaire de la crête antéro-proximale, le léger rétrécissement médian de la diaphyse, ou encore l'extrémité distale peu élargie et peu incurvée. En revanche, plusieurs caractères présents sur l'ulna et le tibia de Fouras Bois-Vert sont différents de ceux observés chez les Iguanodontidae. Ainsi, la crête antéro-proximale de l'ulna est nettement plus développée et plus proéminente chez le genre *Iguanodon* (Fig. 3.11a). Chez ce dernier genre, les faces antérieures et postérieures de l'extrémité distale du tibia présentent des concavités médianes (Norman, 1986). L'extrémité distale du tibia peut également être comparée avec du matériel provenant de la Woodbine Formation (Cénomaniens moyen du Texas) et décrit par Lee (1997). Ces os, incluant un tibia, appartiennent sans doute à *Protohadros*, genre défini sur un crâne et quelques éléments post-crâniens (Head, 1998) récoltés dans cette même formation. Ce tibia (Lee, 1997, cf. Fig. 6-5, 6) montre une extrémité distale plus étirée transversalement. En revanche, la dépression entre les deux malléoles est bien prononcée, comme sur l'exemplaire de Fouras Bois-Vert. Notons qu'un fémur isolé provenant du Cénomaniens supérieur de République Tchèque et attribué à un Iguanodontidae indéterminé a récemment été décrit par Fejfar *et al.* (2005). Bien qu'il s'agisse également d'un animal de petite taille, aucune comparaison directe avec la forme de Fouras n'est possible.

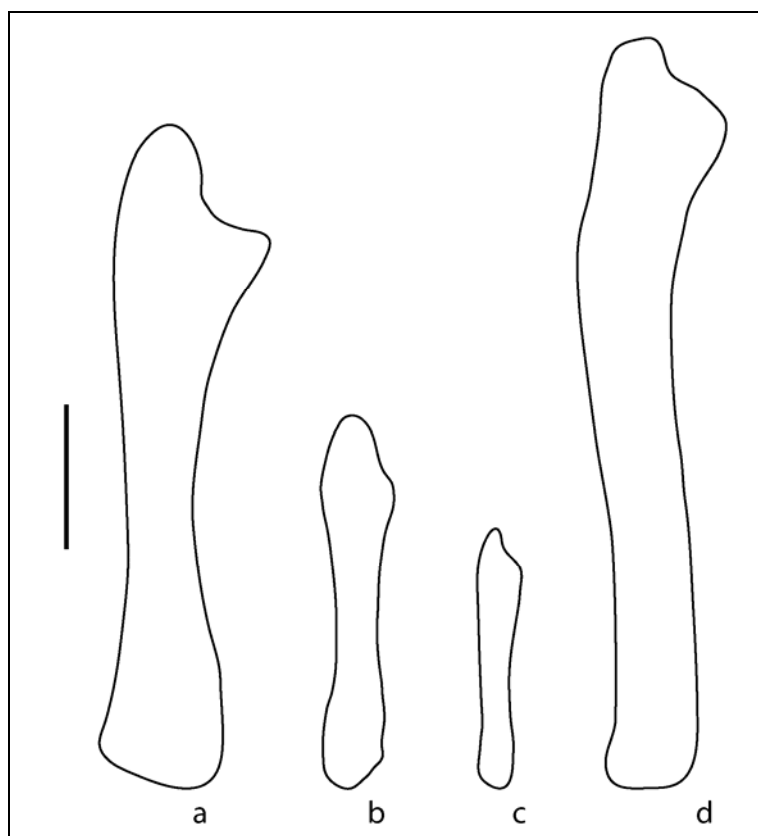


Figure 3.11. Ulna d'ornithopodes (Iguanodontidae et Hadrosauridae) représentées en vue latérale. a : ulna droite d'*Iguanodon atherfieldensis* (BMNH R5764, holotype) du Barrémien-Aptien inférieur d'Angleterre (d'après Norman, 1986) ; b : ulna droite de *Iguanodontoidea* indéterminé du Cénomanién inférieur de Fouras Bois-Vert ; c : ulna droite de *Eolambia caroljonesa* (OMNH 28917) de l'Albien terminal-Cénomanién basal de l'Utah (d'après Kirkland, 1998) ; d : ulna gauche (inversée) de *Amurosaurus riabinini* (AEHM 1/267) du Maastrichtien supérieur de Russie (d'après Godefroit *et al.*, 2004). Barre d'échelle : 10 cm.

Toutes les dents récoltées dans le Cénomanién charentais ne présentent qu'une seule crête longitudinale, très proéminente. Leur morphologie générale est très proche de certaines dents appartenant à des formes albo-cénomaniennes européennes aux affinités incertaines, situées à la limite entre les derniers Iguanodontidae et les « Hadrosauroidea » primitifs (Buffetaut *et al.*, 1980, Arkhangelsky & Averianov, 2003) (Fig. 3.12d). La dent de Fouras-Bois Vert est pratiquement identique à celles présentes chez *Eolambia* (Kirkland, 1998, cf. Fig. 7-A, B) et surtout *Protohadros* (Head, 1998, cf. Fig. 13-A) (Fig. 3.12f), les deux formes contemporaines nord-américaines plus complètement connues évoquées plus haut, et initialement établies comme étant des Hadrosauridae basaux. Cependant, *Eolambia* et *Protohadros* ont depuis été reconsidérés comme des Iguanodontia non-Hadrosauridae dérivés, placés phylogénétiquement comme groupe-frère des Hadrosauridae (Head, 2001 ; Horner *et*

al., 2004 ; Norman, 2004). Des dents isolées, provenant tout comme le matériel-type de *Protohadros* de la Woodbine Formation et appartenant certainement à ce dernier genre, ont préalablement été décrites (Lee, 1997) (Fig. 3.12e) et permettent d'affiner la comparaison. Contrairement à ce que l'on observe chez les hadrosaures dérivés (voir Laurent *et al.*, 1999 ; Company *et al.*, 1998) (Fig. 3.12g), celles-ci (surtout les dents du dentaire) demeurent toutefois moins étroites, plus courbées mésio-distalement et pourvues d'une crête longitudinale secondaire (caractères plésiomorphes) (Lee, 1997 ; Head, 1998 ; Casanovas *et al.*, 1999). Les dents d'Iguanodontidae présentent quant à elles plusieurs crêtes longitudinales, sont encore plus larges, et souvent nettement plus incurvées (dents inférieures) (Norman, 1986) (Fig. 3.12a, b). *Rhabdodon*, un autre ornithopode du Crétacé supérieur européen (Santonien-Maastrichtien), possède également des dents différentes, plus spatulées et ornées de nombreuses crêtes (Grigorescu *et al.*, 1985 ; Sigé *et al.*, 1997 ; Ösi, 2004). Enfin, notons que You *et al.* (2003) ont souligné la caractère plésiomorphe des dents de ce qu'ils ont alors reconnu comme le plus ancien hadrosaure avéré, *Equijubus*, provenant de la fin du Crétacé inférieur (Barrémien-Albien) de Chine, et depuis reconsidéré par Norman (2004) comme un Iguanodontia non-Hadrosauridae, proche du genre *Iguanodon*. Quelle que soit la position phylogénétique de *Equijubus*, les dents du Cénomanien de Fouras paraissent plus dérivées.

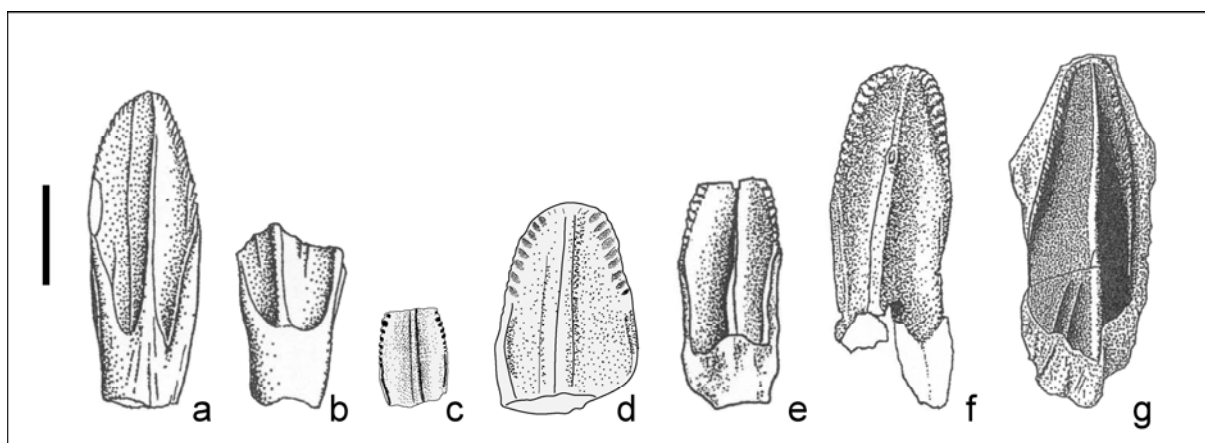


Figure 3.12. dents maxillaires d'ornithopodes (Iguanodontidae et Hadrosauridae) représentées en vue labiale. a, b : dents d'*Iguanodon atherfieldensis* (BMNH R134 et BMNH 40100) du Barrémien-Aptien inférieur d'Angleterre (d'après Norman, 1986) ; c : dent de Hadrosauridae indéterminé du Cénomanien inférieur de Fouras Bois-Vert ; d : dent de Iguanodontidae indéterminé du Cénomanien de Doué-Douce (Maine-et-Loire) (d'après Buffetaut *et al.*, 1980) ; e, f : dents de *Protohadros byrdi* du Cénomanien du Texas (d'après Lee, 1997 ; Head, 1998) ; g : dent de Hadrosauridae indéterminé (MGUV 2233) du Maastrichtien supérieur d'Espagne (d'après Company *et al.*, 1998). Barre d'échelle : 10 mm.

Ceci semble également être le cas de la dent mentionnée plus haut, décrite par Buffetaut *et al.* (1980) (Fig. 3.12d). Découverte dans les faluns miocènes du Maine-et-Loire, cette dent est en fait remaniée des dépôts cénomaniens sous-jacents, comme l'atteste la faune de sélaciens associée. Elle est en effet tout à fait comparable aux dents d'hadrosaures évoquées ici. D'autres dents d'ornithopodes ont été récoltées dans l'Albien-Cénomaniens d'Angleterre, « *Trachodon cantabrigiensis* » (Albien ou Cénomaniens du *Cambridge Greensand* ; Lydekker, 1888) et « *Iguanodon hilli* » (Cénomaniens moyen, *Lower Chalk* ; Newton, 1892). Ces formes sont considérées par Horner *et al.* (2004) comme des Hadrosauridae, même si « *Iguanodon hilli* » semble clairement correspondre à un Iguanodontidae (Buffetaut *et al.*, 1980 ; Taquet, comm. pers. 2005). Ces deux taxons, représentant des *nomina dubia*, constituent néanmoins des indices supplémentaires sur la présence possible d'hadrosaures dès le Cénomaniens en Europe occidentale (Buffetaut *et al.*, 1981 ; Horner *et al.*, 2004). Signalons enfin qu'une dent énigmatique mal préservée, provenant du Barrémien basal d'Espagne, a été attribuée à un ?Hadrosauridae indéterminé par Ruiz-Omeñaca & Canudo (2003).

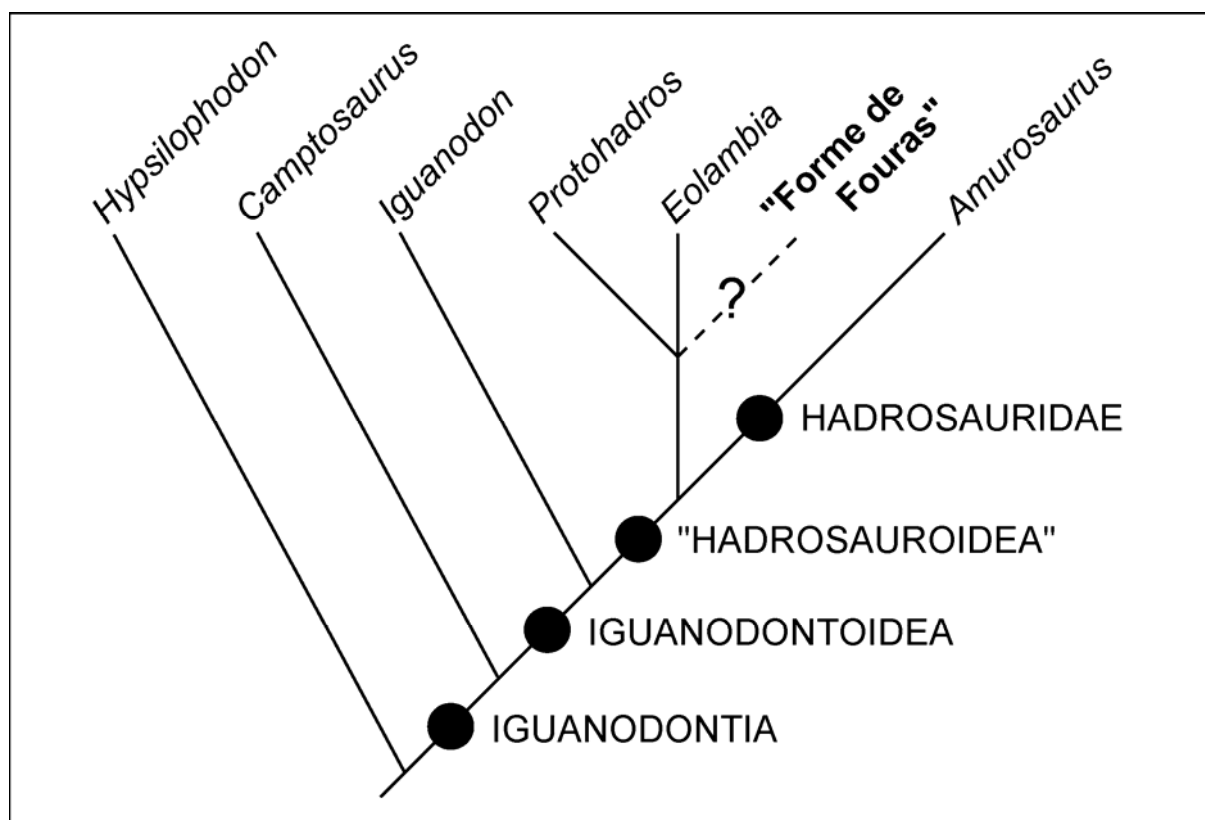


Figure 3.13. Cladogramme simplifié d'après Horner *et al.* (2004) illustrant la position phylogénétique probable (en pointillés) de l'ornithopode de Fouras au sein des Iguanodontia, ainsi que celles de quelques taxons évoqués dans la discussion. Très proche des genres *Protohadros* et *Eolambia*, cette

forme pourrait appartenir au groupe-frère des Hadrosauridae. Notons que le clade des Iguanodontoidea (Iguanodontia regroupant le genre *Iguanodon* + toutes les formes plus dérivées) est préférée par Norman (2004) à celui des « Hadrosauroidea », plus restreint (genre *Iguanodon* exclu). La position phylogénétique de certains taxons, la reconnaissance et la dénomination des différents clades varient souvent selon les analyses des différents auteurs.

Sur la base de ces nouveaux éléments (découverte de dents et comparaisons complémentaires avec des hadrosaures *s.l.* primitifs), l'attribution originelle à un Iguanodontidae est remise en cause. L'ensemble des caractères observés sur les os et les dents découverts dans le Cénomaniens des Charentes semble plutôt indiquer une étroite parenté avec les formes contemporaines nord-américaines, *Eolambia* et *Protohadros*, ou tout du moins un stade évolutif équivalent (Fig. 3.13). L'ornithopode de Fouras doit donc être plutôt réinterprété comme un « Hadrosauroidea » basal, et non comme un Iguanodontidae (= Iguanodontoidea non-Iguanodontidae et non-Hadrosauridae).

Ordre des Pterosauria Kaup, 1834

Super-famille des Pterodactyloidea Plieninger, 1901

Famille des Ornithocheiridae Seeley, 1901

Genre et espèces indéterminés A & B

Figure 3.14 ; Planche 11, Figures 1-5

2005 Ornithocheiridae indét. ; Vullo *et al.*, p. 101, fig. 2.2.

Matériel : quatre dents et deux fragments d'os longs (dont une extrémité de fémur droit?).

Provenance : Font-de-Benon, Les Renardières, Fouras-Vauban (Charente-Maritime), l'Amas (Charente).

Age : Cénomaniens inférieur (B1 et B2) et supérieur (D).

Description : Deux morphotypes dentaires peuvent être distingués. Le premier correspond à l'unique dent découverte à Fouras-Vauban (Pl. 11, Fig. 3). Il s'agit d'une dent assez effilée, usée à son apex, et mesurant 17 mm de long. Elle montre une nette courbure à la fois sur le plan mésio-distal et labio-lingual. En vue latérale, les bords antérieur et postérieur sont ainsi respectivement convexe et concave. La section transversale est ovale. L'émail, lisse, ne recouvre que la partie apicale de la couronne au niveau des deux faces et forme vers la base

des expansions le long des deux bords. Les carènes, très peu développées, ne sont visibles que sur la partie émaillée. La partie non émaillée montre quant à elle de très fins plis courbés, concaves vers l'apex.

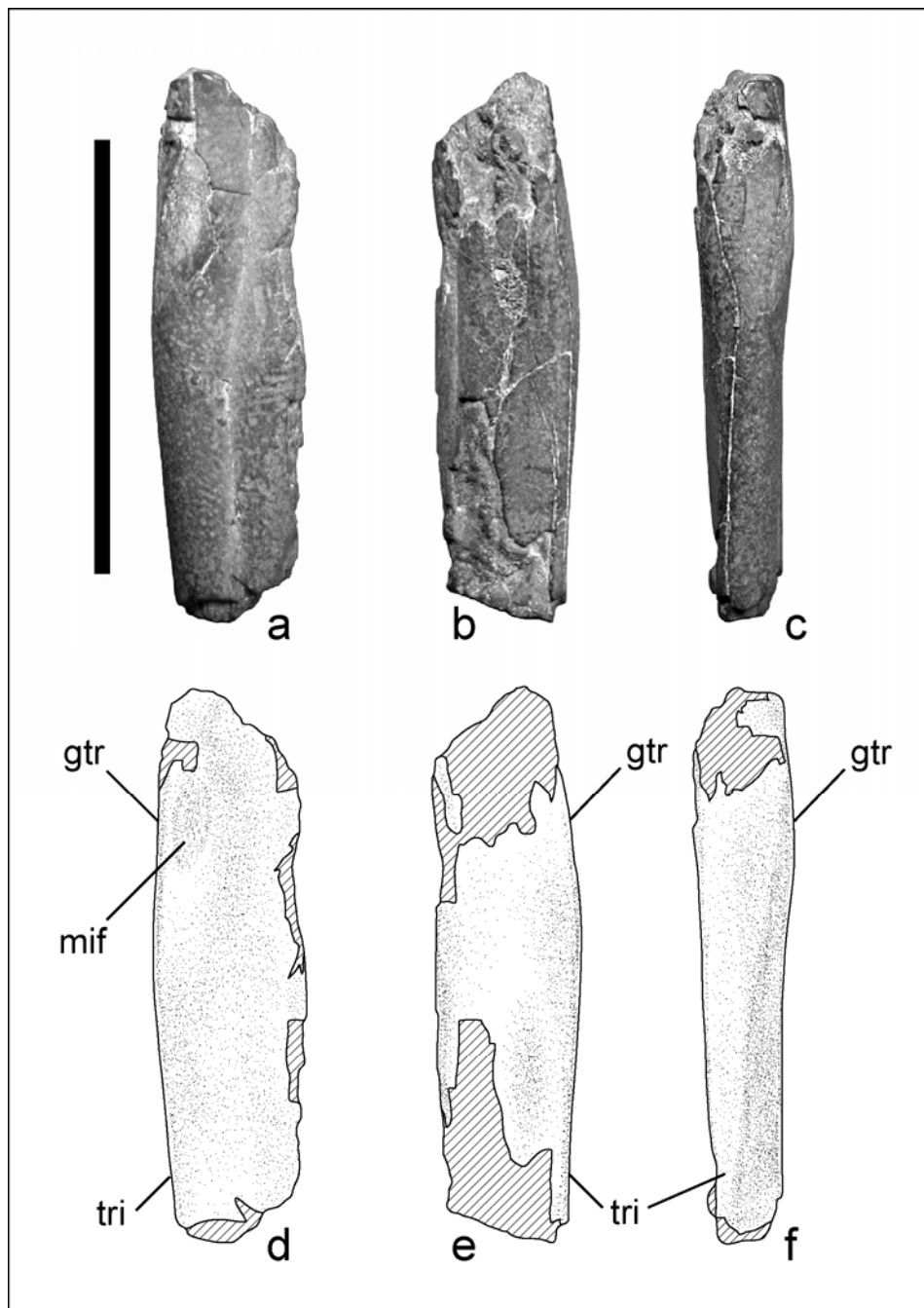
Le second morphotype correspond à des dents de plus petite taille (jusqu'à 12 mm) (Pl. 11, Fig. 1, 2). Celles-ci montrent une faible courbure limitée au plan labio-lingual. En vue latérale, le bord antérieur est sigmoïdal (convexe à la base et concave à l'apex) alors que le bord postérieur est sub-rectiligne. La partie émaillée, quoique plus développée vers la base de la couronne, montre un pattern similaire à celui observé sur le morphotype décrit précédemment.

Le gisement de Fouras Bois-Vert a également livré deux fragments d'os longs (Pl. 11, Fig. 4, 5), entièrement creux et aux parois extrêmement minces (épaisseur maximale : 1 mm). Légèrement craquelés et déformés avant leur fossilisation, ils mesurent 60 et 84 mm et présentent une section transversale ovale. Les extrémités articulaires ne sont pas préservées, mais une des deux diaphyses (Fig. 3.14 ; Pl. 11, Fig. 5) montre des caractères anatomiques autorisant son identification. Il s'agit en effet de la partie proximale d'un fémur droit, très légèrement courbée et dépourvue de sa région articulaire. On observe sur un des bord le développement d'un renflement (grand trochanter), prolongé distalement d'une crête peu distincte (trochanter interne). Le grand trochanter est marqué par une trace d'insertion musculaire ovoïde (*M. iliofemoralis*), longue de 8 mm.

Discussion : Les quelques dents récoltées dans le Cénomanien des Charentes, représentées par deux morphotypes bien distincts, semblent donc indiquer la présence de deux taxons de ptérosaures. La dent de Fouras-Vauban (*Ornithocheiridae* indéterminé. A) se distingue des autres spécimens par son allure plus élancée et sa courbure plus prononcée. Ce morphotype est très proche de ceux définis par Wellnhofer & Buffetaut (1999) à partir de matériel du Cénomanien du Maroc, et décrits sous le nom d'*Ornithocheiridae* (morphotypes I et III). La seconde forme (*Ornithocheiridae* indéterminé. B) correspond à des dents plus robustes et plus trapues, faiblement courbées et triangulaires en vue latérale. Averianov *et al.* (2003) ont décrit des dents de ce type provenant du Barrémien-Cénomanien de Russie et d'Ouzbékistan. Des dents similaires sont également bien connues dans l'Albien du Cambridge Greensand (Angleterre) et de la Formation de Chenini (Tunisie), illustrées notamment par Buffetaut *et al.* (2003, fig. 2) et Benton *et al.* (2000).

Les deux os découverts dans le gisement de Fouras Bois-Vert montrent des caractéristiques (diaphyse creuse, parois très fines par rapport au diamètre de l'os) comparables à celles décrites, par exemple, par Buffetaut *et al.* (1996), et permettant de les

attribuer aux ptérosaures. Malgré l'état très fragmentaire de ces spécimens, l'un d'eux a pu être reconnu comme la région proximale d'un fémur droit (?), très proche de ceux observés chez les Anhangueridae (Kellner & Tomida, 2000) et les Ornithocheiridae (Averianov, 2004) (caractérisés notamment par une partie articulaire proximale relativement peu désaxée par rapport à la diaphyse). Par comparaison avec le fémur complet d'*Anhanguera piscator*, de même diamètre (Kellner & Tomida, 2000), la longueur originelle du fémur récolté à Fouras Bois-Vert peut être estimée à environ 23 cm. L'envergure d'un tel animal devait avoisiner cinq mètres.



Les ptérosaures cénomaniens ne sont connus que par des restes plus ou moins fragmentaires. Outre les différentes formes de l'Albien-?Cénomaniens du *Cambridge Greensand* (Owen, 1857, 1861 ; Unwin, 2001) deux espèces d'Ornithocheiridae (*Ornithocheirus giganteus* et *O. cuvieri*) ont été décrites de la craie cénomaniennne d'Angleterre (*Lower Chalk*), associées à quelques formes indéterminées (Owen, 1851 ; Milner, 2002a). Par ailleurs, une association assez diversifiée (?Pteranodontidae, ?Azhdarchidae, Tapejaridae, ?Ornithocheiridae) a été récoltée dans le Cénomaniens du Maroc (Mader & Kellner, 1999 ; Wellnhofer & Buffetaut, 1999). Enfin, la connaissance des formes cénomaniennes se trouve complétée par les découvertes provenant du Proche-Orient (Liban) (Dalla Vecchia *et al.*, 2001) et d'Asie Centrale (Russie) (Unwin & Bakhurina, 2000 ; Averianov, 2004 ; Averianov *et al.*, 2005).

Super-ordre des Sauropterygia Owen, 1860

Ordre des Plesiosauria de Blainville, 1835

Super-famille des Plesiosauroidea Gray, 1825 *sensu* Wells, 1943

Famille, genre et espèce indéterminés

Planche 12, Figure 2

Matériel : dents incomplètes et fragments de dents.

Provenance : Cadeuil, Les Renardières, Fouras-Vauban (Charente-Maritime),

Age : Cénomaniens inférieur (B1, B2).

Description : Les dents sont caractérisées par leur courbure, leur grande taille (longueurs devant à l'origine être comprises entre 20 et 30 mm) et leur ornementation constituée de forts plis anastomosés et bifurqués vers la base, relativement espacés et limités à la face linguale de la couronne. La face labiale, convexe, est quant à elle pratiquement lisse. La section transversale est circulaire à sa base et devient ovale vers l'apex avec l'aplatissement de la couronne et la formation d'une unique carène latérale. La limite entre la couronne et la racine est nette.

◀ **Figure 3.14.** fragment proximal de fémur droit (?) de ?Ornithocheiridae indét. du Cénomaniens inférieur de Fouras Bois-Vert. a, d : vue antérieure ; b, e : vue postérieure ; c, f : vue latérale. Abréviations : gtr : grand trochanter ; tri : trochanter interne ; mif : trace d'insertion du muscle *M. iliofemoralis*. Barre d'échelle : 5 cm.

Discussion : Ces dents présentent les caractéristiques morphologiques permettant de les attribuer au groupe des plésiosaures s.s., et non à un pliosaure tel que *Polyptychodon*. En effet, ce genre possède des dents plus trapues et plissées sur les deux faces (Owen, 1861 ; Milner, 2002a). Parmi les Plesiosauroidea, la famille crétacée des Polycotylidae (« short-necked plesiosaurs ») présente selon les taxons deux types dentaires (Carpenter, 1996 ; Bardet *et al.*, 2000). Le premier correspond à des dents effilées et finement plissées (Carpenter, 1996 ; Bardet *et al.*, 2000). Le second correspond à des dents plus robustes ornées de plis plus forts (Carpenter, 1996). C'est à ce dernier type qu'il faut rattacher les dents du Cénomaniens des Charentes, similaires à celles du genre *Trinacomerum* (Beavan *et al.*, 1999). Nos spécimens montrent également des affinités avec les dents d'Elasmosauridae (Mulder, 1990 ; Cuny *et al.*, 1991). Sur la seule base du matériel pour le moment disponible, il est préférable de ne pas attribuer ces dents à une famille précise.

Super-ordre des Lepidosauria Haeckel, 1866

Ordre des Squamata Oppel, 1811

Sous-ordre des Lacertilia Owen, 1842

Infra-ordre des Scincomorpha Camp, 1923

Super-famille des Scincoidea Oppel, 1811

Famille des ?Paramacellodidae Estes, 1983

Genre et espèce indéterminés

Figure 3.15 ; Planche 12, Figures 3, ?4

Matériel : un fragment de dentaire droit.

Provenance : Fouras-Vauban (Charente-Maritime).

Age : Cénomaniens inférieur (B2).

Description : L'unique spécimen récolté correspond à un fragment de la partie postérieure d'un dentaire droit, munie de deux dents. L'implantation est subpleurodonte, la base des couronnes étant médio-lingualement enflée. Les dents, peu élevées, sont assez massives et robustes, à apex relativement émoussé et arrondi. Légèrement recourbées lingualement, elles possèdent des carènes sigmoïdales et une face linguale ornée de fins plis convergeant au niveau de l'apex. La carène mésiale est sensiblement plus longue que la carène distale. La couronne de la dent la plus postérieure présente une facette d'usure apicale oblique orientée lingualement. La base circulaire d'une dent est présente entre les deux dents préservées,

indiquant une implantation dentaire très resserrée. Le canal de Meckel (*sulcus Meckeli*) est largement ouvert latéralement et est marqué dans sa concavité par deux sillons bien distincts. Le bord subdentaire (traduction de « subdental shelf ») séparant le plateau dentaire du canal de Meckel est bien défini, tout comme la gouttière subdentaire (*sulcus dentalis*) (traduction de « subdental gutter »).

Discussion : Ce spécimen rappelle, par la morphologie robuste des dents et la structure du dentaire, le groupe des Scincomorpha. Au sein de cet ensemble, de telles couronnes légèrement courbées et plissées se retrouvent notamment dans la famille des Paramacellodidae, bien représentée dans le Crétacé européen (Richter, 1994 ; Evans & Searle, 2002 ; Folie & Codrea, 2005). L'unique exemplaire de lacertilien découvert jusqu'à présent dans le Cénomanien des Charentes est donc attribué, avec une certaine incertitude, à cette famille.

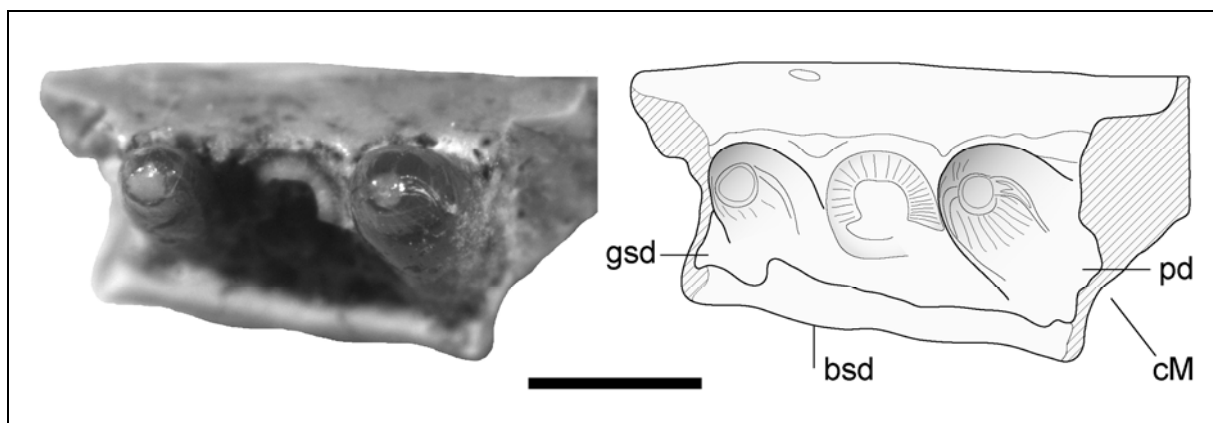


Figure 3.15. fragment de dentaire droit de Scincomorpha cf. Paramacellodidae du Cénomanien inférieur de Fouras-Vauban (vue apicale). Abréviations : bsd, bord subdentaire ; cM, canal de Meckel (*sulcus Meckeli*) ; gsd, gouttière subdentaire (*sulcus dentalis*) ; pd, plateau dentaire. Barre d'échelle : 1 mm.

Infra-ordre des Anguimorpha Fürbringer, 1900

Super-famille des Varanoidea Gray, 1827

Clade des Pythonomorpha Cope, 1869

Afin de rendre plus claire la description des vertèbres de squamates, les principaux termes sont indiqués dans la Fig. 3.16.

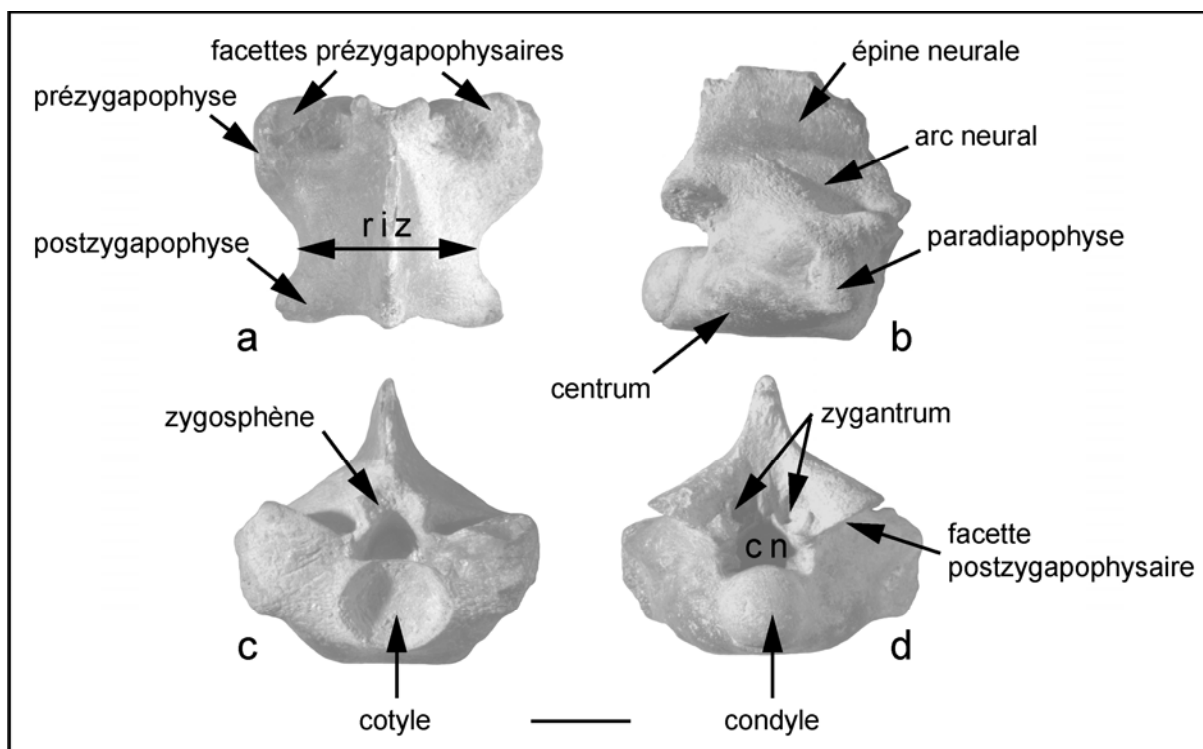


Figure 3.16. vertèbre de squamate (*Carentonosaurus*) en vues dorsale (a), latérale droite (b), antérieure (c) et postérieures (d). Abréviations : cn, canal neural ; riz, rétrécissement interzygapophysaire. Barre d'échelle : 5 mm.

« Aigialosaures »

Famille *incertae sedis*

Genre *Carentonosaurus* Rage & Néraudeau, 2004

***Carentonosaurus mineau* Rage & Néraudeau, 2004**

Figure 3.17 ; Planche 12, Figure 6

2004 *Carentonosaurus mineau*, Rage & Néraudeau, texte-fig. 2-4.

Matériel : environ 70 vertèbres, un scapulocoracoïde, un ilion et quelques débris de côtes.

Provenance : Ile Madame (Charente-Maritime), Roullet, La Couronne (Charente).

Age : Cénomaniens supérieur (C4, D)

Description : Une vertèbre dorsale pachyostotique caractéristique (Pl. 12, Fig. 6), très proche de l'holotype décrit par Rage & Néraudeau (2004), est plus large que haute et présente une morphologie massive. Les bords sub-centraux sont rectilignes et forment postérieurement un angle de près de 45°. La face ventrale est légèrement bombée. La partie antérieure de la

vertèbre étant plus développée que la partie postérieure, la largeur au niveau des prézygapophyses plus réduite qu'au niveau des postzygapophyses.

Discussion : D'après Rage & Néraudeau (2004), deux vertèbres provenant du Cénomaniens des Renardières pourraient appartenir au genre *Carentonosaurus*, tout comme une unique vertèbre de la Buzinie (voir ci-dessous). Le matériel type ne permettant pas d'évaluer l'ensemble de la variation morphologique intracolumnale des vertèbres, la répartition stratigraphique de *Carentonosaurus* se limite dans ce travail à celle des gisements types.

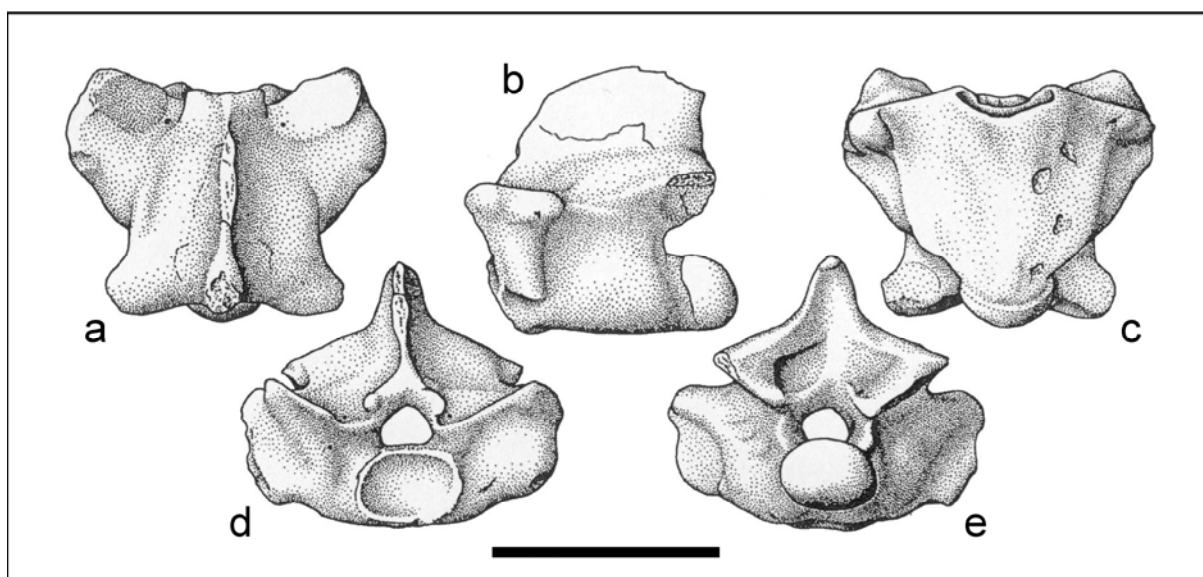


Figure 3.17. vertèbre dorsale médiale ou postérieure de *Carentonosaurus mineaui* du Cénomaniens supérieur de l'Ile Madame (holotype). a : vue dorsale ; b : vue latérale gauche ; c : vue ventrale ; d : vue antérieure ; e : vue postérieure. Barre d'échelle : 1 cm. (d'après Rage & Néraudeau, 2004).

Genre et espèce indéterminés

Planche 12, Figure 7

Matériel : une vertèbre.

Provenance : La Buzinie (Charente).

Age : Cénomaniens inférieur (B2).

Description : Il s'agit d'une vertèbre allongée antéro-postérieurement, d'aspect gracile et non-pachyostotique. Le centrum est légèrement comprimé dorso-ventralement, l'arc neural étant quant à lui élevé (deux tiers de la hauteur totale de la vertèbre). Le canal neural est bien développé. La face ventrale du centrum possède des bords latéraux concaves. Le zygosphène

et le zygantrum sont larges. Les prézygaphophyses sont plus réduites que les postzygaphophyses. La neurépine, incomplète, semble peu élevée.

Discussion : Cette vertèbre rappelle celles de certains varanoides « aigialosaures » *sensu* Lee (1997) non-pachyostotiques (le terme « aigialosaure » regroupe les trois familles mal définies de mosasauroïdes non-mosasauridés : aigialosauridés, coniasauridés et dolichosauridés) : *Dolichosaurus*, *Aphanizocnemus*, *Coniasaurus* (Dal Sasso & Pinna, 1997 ; Caldwell, 1999, 2000 ; Caldwell & Cooper, 1999 ; Liggett *et al.*, 2005) ou encore forme indéterminée (cf. Dolichosauridae) du Turonien d'Anjou décrite par Rage (1989). L'hypothèse que cette vertèbre soit une vertèbre cervicale (encore non décrite) de *Carentonosaurus* ne peut également pas être exclue (Rage, com. pers. 2005).

Clade des Ophidia Brongniart, 1800 *sensu* Lee & Caldwell, 2000

Famille, genre et espèce indéterminés A

Matériel : deux vertèbres.

Provenance : Font-de-Benon (Charente-Maritime).

Age : Cénomaniens inférieur (B1).

Description : Les deux vertèbres incomplètes, pratiquement réduites à leur centrum, sont de petite taille (longueur du centrum : 2,8 et 3,3 mm). Le plus petit spécimen est le plus caractéristique. Le centrum est plus large antérieurement que postérieurement. Le cotyle et le condyle sont légèrement aplatis dorso-ventralement. Les zygapophyses paraissent réduites et mal formées. L'arc neural est réduit aux parois latérales du canal neural. Ce dernier est relativement bien développé, au moins aussi large que le cotyle et le condyle. Le plancher du canal neural montre un léger renflement axial. Ces vertèbres ne présentent pas de pachyostose et montrent de grands forams, ce qui pourrait indiquer qu'il s'agit d'individus juvéniles. En vue latérale, le bord ventral du centrum est concave ou rectiligne. La face ventrale présente une carène hémale saillante se prolongeant depuis le condyle jusque sous le cotyle antérieurement. De part et d'autre de la carène hémale se forment deux nettes dépressions.

Discussion : Ce type de vertèbre est principalement caractérisé par l'absence de pachyostose, par le rétrécissement postérieur du centrum et par la présence d'une carène hémale saillante reliant le cotyle au condyle. Cette combinaison de caractères permet de distinguer ces deux spécimens des vertèbres de *Simoliophis* juvéniles à sub-adultes, plus grandes et chez qui la morphologie demeure toujours plus massive. Certaines petites vertèbres de *S. rochebrunei* présentent l'ébauche d'une carène hémale. Ce caractère se retrouve également chez certaines

formes contemporaines telles que *Coniophis* sp. (?) de l'Utah (Gardner & Cifelli, 1999) et *Lapparentophis defrennei* d'Algérie (Hoffstetter, 1959).

Bien que l'appartenance de ces deux vertèbres de Font-de-Benon à des individus nouveaux-nés de *Simoliophis* ne soit pas totalement exclue en l'absence de toute comparaison, il est préférable de considérer ces spécimens comme un taxon distinct, indéterminé.

Famille, genre et espèce indéterminés B

Matériel : une vertèbre.

Provenance : Font-de-Benon (Charente-Maritime).

Age : Cénomanien inférieur (B1).

Description : Ce type de vertèbre est caractérisé par un centrum cylindrique, ainsi que par un cotyle et un condyle relativement bien développé. Les zygapophyses sont très hautes, positionnées au niveau de la partie supérieure du canal neural. L'arc neural est plongeant, très peu surélevé au-dessus du plan zygapophysaire. Les paradiapophyses, râpées, sont très étroites et étirées dorso-ventralement.

Discussion : Cette vertèbre montre à la fois des caractères primitifs de type « lézard » (position élevée des zygapophyses) et des caractères de type « serpent » (centrum cylindrique). Il s'agit probablement d'un ophidien très primitif, clairement distinct de *Simoliophis*.

Famille des Simoliophiidae Nopcsa, 1925

Genre *Simoliophis* Sauvage, 1880

***Simoliophis rochebrunei* Sauvage, 1880**

Figure 3.18 ; Planche 12, Figure 5

1848-52 « Ophidien de l'Ile d'Aix » ; Gervais, p. 256, pl. LXIV, fig. 20.

?1859 « Reptiles. Vertèbres » ; Coquand, p. 953.

?1860 « Vertèbres et ossements de reptiles indéterminés » ; Coquand, p. 97.

*1880d *Simoliophis rochebruni* (sic), Sauvage, p. 671.

1880 *Simoliophis rochebrunei* (sic) ; Rochebrune, p. 273, fig. 1, 2.

1897-98 *Simoliophis delgadoi*, Sauvage, p. 23, pl. II, fig. 12-14.

1981 *Simoliophis rochebrunei* Sauvage ; Jonet, p. 269, pl. VII, fig. 1-4.

1981 *Simoliophis delgadoi* Sauvage ; Jonet, p. 270, pl. VII, fig. 6, 7.

1981 *Simoliophis* sp. ; Jonet, p. 271, pl. VII, fig. 5.

1993 *Simoliophis rochebrunei* Sauvage ; Buffrénil & Rage, fig. 1, 2, pl. I, II.

Matériel : environ 300 vertèbres ; une vingtaine de côtes.

Provenance : Font-de-Benon, Cadeuil, Les Renardières, Fouras, Ile d'Aix (Charente-Maritime), Traslemaine (Charente).

Age : Cénomaniens inférieur (B1, B2).

Description : Les vertèbres, de morphologie relativement robuste et fortement pachyostotiques, sont relativement élevées et étroites. Elles présentent un centrum massif, plus ou moins cubique, avec des bords sub-centraux parallèles. La face ventrale du centrum est généralement plane. Les facettes du zygantrum sont bien marquées. La largeur au niveau des prézygapophyses est la même qu'au niveau des postzygapophyses. Le rétrécissement interzygapophysaire est faible. Les facettes prézygapophysaires et postzygapophysaires sont inclinées et bien marquées. Le contour du cotyle et du condyle est circulaire. En vue latérale, les paradiapophyses, étirées dorso-ventralement, ne dépassent pas le haut du centrum. La neurépine, atteignant le zygosphène, est généralement bien développée. Elle est assez épaisse et aplatie à son sommet. Son bord postérieur présente un net canal.

Les côtes associées à ces vertèbres (Fig. 3.18) sont elles aussi pachyostotiques. Elles montrent une courbure plus ou moins marquée.

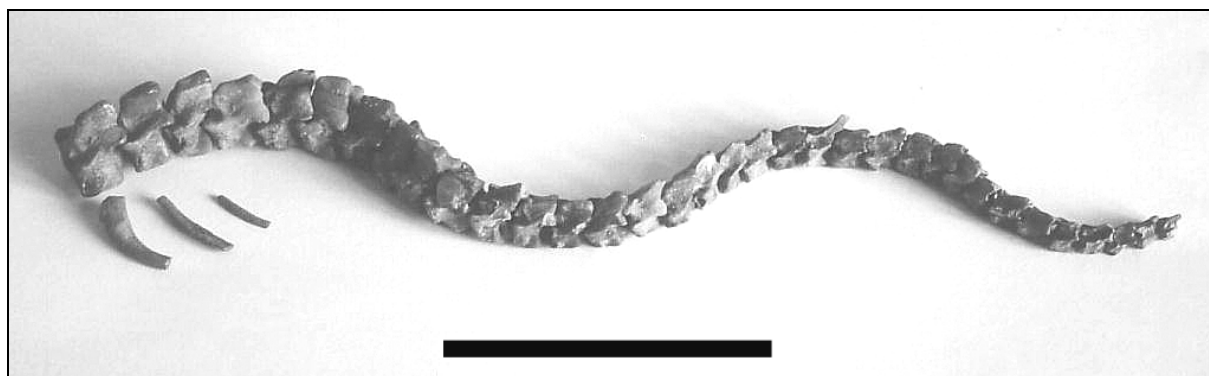


Figure 3.18. vertèbres et côtes de *Simoliophis rochebrunei* (reconstitution composite en vue dorso-latérale gauche) du Cénomaniens inférieur des Renardières. Barre d'échelle : 5 cm.

Discussion : *Problème de l'âge exact du matériel type à la base de la description originelle par Sauvage (1880d).*

Tout le matériel ayant été historiquement à la base de la reconnaissance et de la description de taxon lors du XIX^{ème} siècle est désormais perdu, et les gisements charentais originels aujourd'hui disparus. Le problème de l'âge exact de ce matériel provenant des Charentes (Ile d'Aix et surtout banlieue d'Angoulême) a souvent été soulevé, car il s'avère

important pour les relations de *Simoliophis* avec les autres formes médio-crétacées, et la compréhension de l'origine des serpents (Cuny *et al.*, 1990 ; Rage & Escuillié, 2003).

Le genre *Simoliophis*, connu seulement par des vertèbres et des côtes isolées, est représenté par plusieurs espèces, provenant toutes de dépôts péri-téthysiens. *Simoliophis rochebrunei*, l'espèce-type, a été décrite et nommée (sans aucune figuration) par Sauvage (1880d) sur des vertèbres découvertes dans la banlieue d'Angoulême (forêt de Basseau). Avant cette description, d'autres auteurs avaient signalé et/ou illustré, sans toutefois les identifier, des vertèbres appartenant à *Simoliophis*. Ainsi, la première référence concernant de telles vertèbres est due à Gervais (1848-1852), figurant un spécimen sous le nom de « Ophidien de l'Ile d'Aix ». Gervais douta de son origine, trouvant l'aspect de ce fossile incompatible avec les « grès verts » reconnus à l'île d'Aix. Son doute semble s'être confirmé lorsqu'il indique l'existence d'os d'*Halitherium* associés à la vertèbre d'ophidien, lui donnant ainsi un âge miocène. Il s'agit évidemment d'une erreur de sa part, *Simoliophis* étant bien présent dans le Cénomanién inférieur (B1) de l'Ile d'Aix d'après nos récoltes. De plus, le Miocène n'y affleure pas, et ces « os d'*Halitherium* » correspondent en fait à des fragments arqués du rudiste *Ichthyosarcolites triangularis* pris à l'époque pour des côtes (« côtes pétrifiées ») (Rochebrune, 1880). Par la suite, une autre allusion, assez vague, peut être retrouvée dans les travaux de Coquand portant sur la géologie et la paléontologie des Charentes (1859, 1860). Celle-ci se résume à des « vertèbres de reptiles indéterminés recueillies par M. de Rochebrune, à la Grande-Garenne, près Angoulême ». En 1880, l'année de la description et de la création du genre par Sauvage, Rochebrune, dans sa révision des ophidiens fossiles du Muséum d'Histoire naturelle, illustre des vertèbres provenant du « Grès vert supérieur » de l'Ile d'Aix (spécimen figuré auparavant par Gervais) et de Sillac. Cette dernière localité se situe en Charente, à quelques centaines de mètres de la forêt de Basseau, tout comme la Grande-Garenne mentionnée auparavant par Coquand. Dans ce secteur, correspondant à la partie sud-ouest de la commune d'Angoulême, le Cénomanién affleure dans sa totalité, depuis l'unité A, en contact sur le Jurassique, jusqu'au Turonien. Cette coupe de Basseau est d'ailleurs décrite en détail par Coquand (1857b, p. 851) lors d'une réunion extraordinaire des membres de la Société géologique de France à Angoulême, et ce suite à une excursion menée notamment en compagnie de Rochebrune. D'après Sauvage, les vertèbres ont été récoltées par Rochebrune dans les « sables à *Ostrea columba* de l'étage Carentonien ». C'est en 1857 que Coquand nomme et décrit l'étage Carentonien, encadré par le Gardonien (= unité A : argiles lignitifères) et l'Angoumien (= Turonien inférieur). Il y reconnaît alors les « grès calcarifères et sables inférieurs » et des « sables supérieurs », tous

deux caractérisés par la présence d' « *Ostrea columba* ». Ils correspondent respectivement aux sous-unité B2 (Cénomanien inférieur) et unité E (Cénomanien supérieur). Les différentes observations et récoltes effectuées de nos jours (notamment à Traslemaine et la Buzinie, butte des Chauvauds, commune de Champniers) nous permettent d'affirmer avec une quasi-certitude que ces vertèbres de *Simoliophis* furent à l'époque recueillies dans les « sables et grès verts » du Cénomanien inférieur, et plus précisément dans la sous-unité glauconieuse B2. Ceci soulève l'interrogation posée par Cuny *et al.* (1990) et Rage & Escullié (2003) au sujet de la datation des gisements historiques de Basseau et Sillac, dont l'âge cénomanien supérieur ne fut pas exclu.

Un autre squamate est également présent dans le Cénomanien de la région d'Angoulême. Il s'agit de *Carentonosaurus mineaui*, du Cénomanien supérieur (« Argiles tégulines » de l'unité D de Rouillet et La Couronne) (Rage & Néraudeau, 2004) (voir ci-dessous). Cependant, le fait que Sauvage ait pu décrire des vertèbres de ce type est exclu. En effet, la position stratigraphique particulière de *Carentonosaurus*, inféodé aux faciès argileux et non sableux, ne coïncide pas avec les informations données par Coquand et Sauvage, qui ne mentionnent jamais les « argiles tégulines ». De plus, la description de Sauvage ne laisse aucun doute, indiquant des caractères distinguant bien *Simoliophis* de *Carentonosaurus* (« condyle et cavité d'articulation circulaire ; neurépine élevée et aplatie à son sommet ... »). La répartition stratigraphique de *Simoliophis* semble donc limitée au Cénomanien inférieur et moyen, sa présence dans le Cénomanien supérieur pouvant être écartée grâce aux nouvelles récoltes effectuées dans l'Angoumois. En France, ce genre se rencontre donc dans le Cénomanien inférieur des Charentes et dans le Cénomanien moyen de Touraine (Sables de Varennes) (Cuny *et al.*, 1990 ; Rage & Escullié, 2003). On le rencontre également dans le Cénomanien moyen du Portugal (Sauvage, 1896, 1897-1898 ; Jonet, 1981), ainsi que dans le Cénomanien indifférencié (probablement Cénomanien inférieur) d'Afrique du Nord (Maroc, Libye, Egypte) (Nopcsa, 1925 ; Cuny *et al.*, 1990 ; Nesson *et al.* 1998 ; Rage & Cappetta, 2002 ; Rage & Escullié, 2003). Une vertèbre du Cénomanien inférieur d'Ouzbékistan est également attribuable aux Simoliophiidae (Nesson, 1988). Si le matériel européen ne correspond qu'à une seule et unique espèce [*S. rochebrunei* (= *S. delgadoi*)], les vertèbres d'Afrique du Nord regroupent au moins deux ou trois formes distinctes, dont *S. libycus*, seule espèce pour le moment décrite (Nesson *et al.* 1998 ; Rage & Escullié, 2003). Les vertèbres de *Eupodophis* semblent assez proches de celles de *Simoliophis* (Rage & Néraudeau, 2004).

Classe des Mammalia Linnaeus, 1758

Infra-classe, famille, genre et espèce indéterminés

Planche 13, Figure 1

Matériel : une prémolaire (inférieure?).

Provenance : Les Renardières, Tonnay-Charente (Charente-Maritime).

Age : Cénomanien inférieur (B1)

Description : Il s'agit d'une prémolaire (inférieure?) de taille relativement grande (dimensions : hauteur totale, 4,9 mm ; longueur mésio-distale, 3,2 mm). Cette dent, appartenant à une forme tribosphénique, présente une cuspide (protoconide?) relativement robuste, légèrement courbée et projetée vers l'avant. Celle-ci est munie d'une cuspsule mésio-basale atrophiée, et est talonnée par une cuspide distale réduite délimitant par ses tranchants un petit bassin. La branche radiculaire distale, aussi haute que la couronne, est préservée.

Discussion : Cette prémolaire de taille relativement grande ne présente pas assez de caractères diagnostiques pour permettre une identification plus précise.

Sous-classe des Boreosphenida Luo *et al.*, 2001

Infra-classe des Metatheria Huxley, 1880

Cohorte des ?Marsupialia

Famille, genre et espèce indéterminés

Figures 3.19-21 ; Planche 13, Figures 2-4

Matériel : deux trigonides (gauche et droit) et un talonide droit.

Provenance : Font-de-Benon (Charente-Maritime).

Age : Cénomanien inférieur (B1).

Description : Le premier spécimen correspond au trigonide d'une dent molariforme, de plan tribosphénique, probablement une molaire inférieure gauche (m1 ou m2 ?) (Fig. 3.19a, c). Seule la partie la plus mésiale du talonide est préservée. Cette dent présente une morphologie robuste et massive bien caractéristique, de tendance bunodonte : les cuspides sont renflées, bulbeuses, et l'abrasion est bien développée. Le trigonide n'est pas pincé, mais dilaté mésio-distalement. Le contour occlusal apparaît triangulaire avec une protocristide très transversale et un paraconide bien détaché mésialement. Les encoches sur les crêtes du trigonide sont larges (pas d'encoche carnassière). Le paraconide est remarquablement développé, presque aussi volumineux et élevé que le métaconide. Il se trouve en position linguale, et en vue

latérale son bord mésial est très convexe et fait saillie vers l'avant. Le métaconide est légèrement plus haut et plus volumineux que le paraconide. Les deux cuspides, paraconide et métaconide, sont reliées à leur base par une petite crête (prémétacristide) qui ferme linguale la préfosse. Le protoconide montre une forte usure apicale (abrasion). Seule l'extrémité distale du précingulide est préservée, l'avant étant érodé et altéré. En vue occlusale, la préfosse est ample, vaste, et étirée mésio-distalement (plus longue que large). L'usure de la paracristide laisse apparaître, labialement au paraconide, un léger renflement de la couronne. La face distale du trigonide est plane et abrupte.

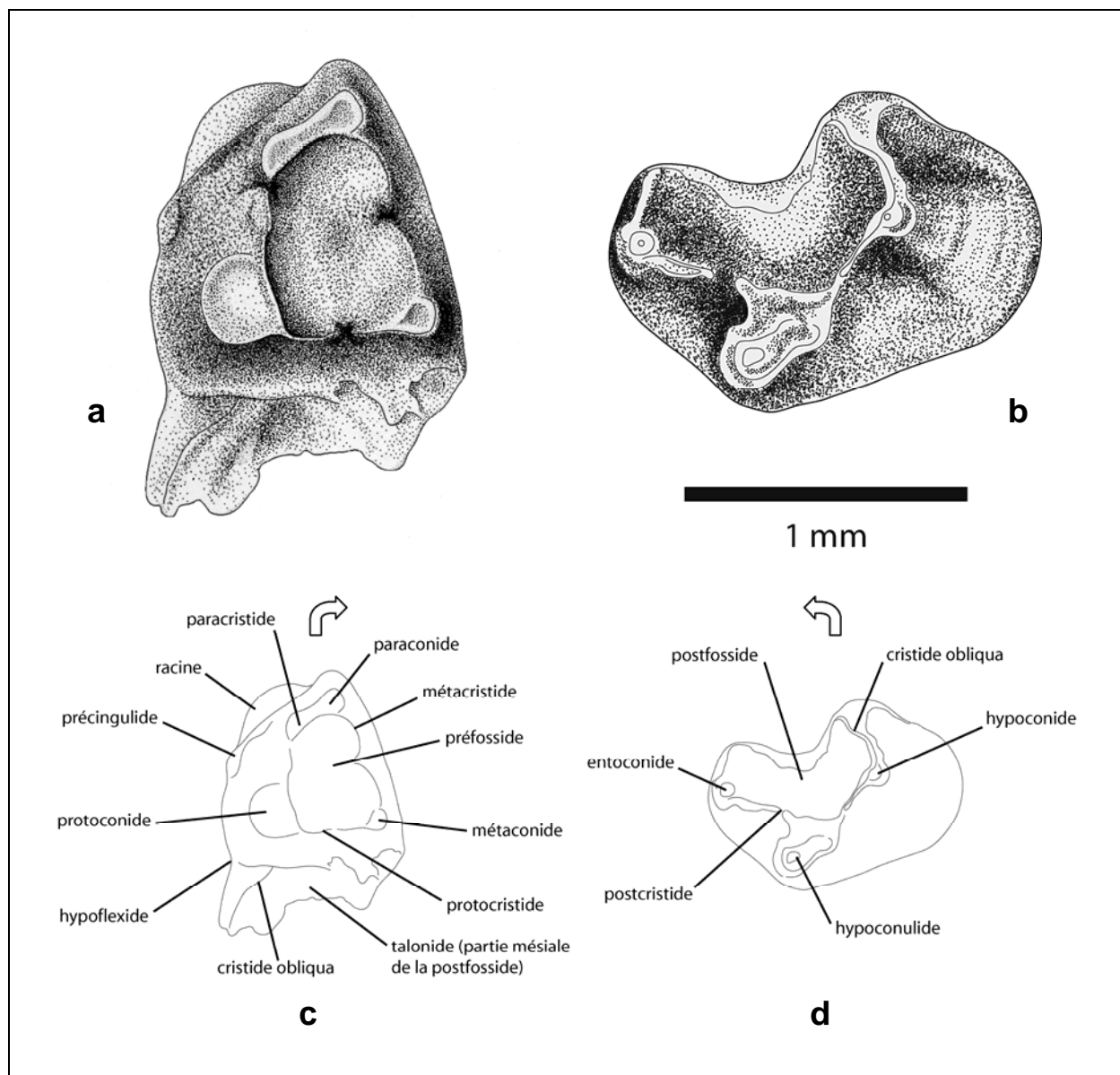


Figure 3.19. Dents de Metatheria (?Marsupialia) indéterminé du Cénomanién inférieur de Font-de-Benon en vue occlusale. a : trigonide d'une molaire inférieure gauche (m1?); b : talonide d'une molaire inférieure droite. c, d : terminologie employée. La barre d'échelle se réfère aux dessins a et b.

Le talonide, en grande partie non préservé, est plus large que le trigonide. La crête oblique (cristide obliqua) est sensiblement labiale. Elle se termine approximativement entre l'apex du protoconide et l'encoche de la protocristide. De ce fait, l'hypoflexide est très peu profond. Il n'y a pas de trace d'ectocingulide visible. Une postmétacristide est suggérée, surtout vers la base du métaconide.

Le second trigonide (Fig. 3.20) provient également d'une dent de plan tribosphénique, correspondant à une molaire inférieure droite de position plus postérieure que le trigonide décrit précédemment (m3 ou m4?). Ce spécimen montre une compression mésio-distale bien marquée. Le paraconide, légèrement en décalé labialement, est à peine plus réduit que le métaconide. La préfosside n'est pas fermée lingualement du fait de l'absence de prémétacristide reliant le métaconide au paraconide. Le précingulide, endommagé, était à l'origine bien développé mésio-labialement.

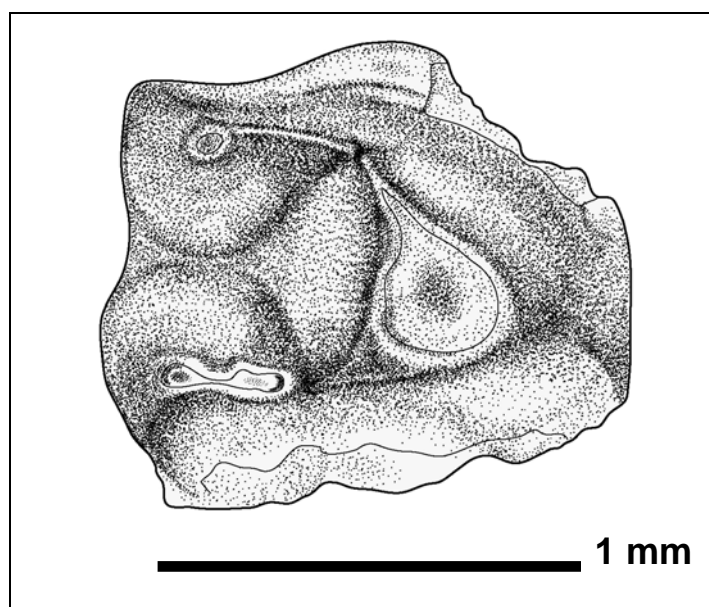


Figure 3.20. Dent de Metatheria (?Marsupialia) indéterminé du Cénomanién inférieur de Font-de-Benon. Trigonide d'une molaire inférieure droite (m3 ou m4?) en vue occlusale.

Le troisième spécimen est un talonide d'une molaire inférieure droite, usé à sa base mais néanmoins relativement peu élevé (Fig. 3.21). En vue occlusale (Fig. 3.19b, d), celui-ci est nettement plus large que long et présente une postfosside relativement ample. On note l'absence apparente de postcingulide. L'hypoconulide est situé lingualement, mais n'est pas clairement jumelé avec l'entoconide. Ces deux cuspides sont séparées par une sorte de

dépression assez profonde marquée par l'invagination labiale de la postcristide au niveau de la partie linguale de l'hypoconulide. De ce fait, l'hypoconulide semble ainsi projeté à la fois distalement et lingualement. Notons que l'usure différentielle plus marquée de l'hypoconulide donne probablement une impression de moins net rapprochement avec l'entoconide. La crête oblique (cristide obliqua) est orientée plus lingualement que sur l'autre spécimen. De même, malgré l'usure basilaire, l'hypoflexide semble être plus marqué.

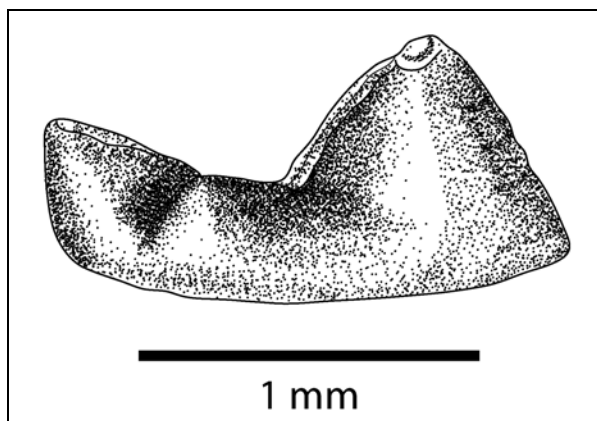


Figure 3.21. Metatheria (?Marsupialia) indéterminé du Cénomanién inférieur de Font-de-Benon. Vue distale du talonide d'une molaire inférieure droite (spécimen illustré en vue occlusale Figure 3.19b).

Discussion : Il est fort probable que les deux trigonides et le talonide correspondent à un seul et même taxon. En effet, ces spécimens présentent une morphologie assez massive, avec des cuspidés relativement peu élevées. Ces dents présentent les caractéristiques d'une tendance bunodonte (il ne s'agit toutefois pas d'une bunodontie *s.s.*). De plus, les trois spécimens sont du même ordre de taille. Cependant, une différence notable peut être relevée entre les deux trigonides : la large facette d'usure se situe soit au niveau de la paracristide (cisaillement postvallum/prévallide), soit au niveau de la protocristide (cisaillement prévallum/postvallide). Ceci pourrait indiquer des caractéristiques structurales et fonctionnelles différentes pour ces deux molaires, et donc la possible existence de deux taxons. Cependant, la discussion et les comparaisons qui suivent prennent en compte l'hypothèse d'un seul et unique taxon représenté à Archingeay-Les Nouillers.

Plusieurs caractères permettent d'attribuer la forme du Cénomanién des Charentes à un marsupial plutôt qu'à un placentaire : couronne massive ; faible différence de hauteur entre le trigonide (relativement peu élevé) et le talonide (hypoconide bien développé notamment) ; trigonide non comprimé mésio-distalement ; paraconide bien développé (légèrement moins élevé que le métaconide) et situé lingualement ; talonide large, étiré labio-lingualement ; entoconide bien développé. Cependant, deux caractères autapomorphiques des marsupiaux manquent ici : présence d'un postcingulide labial et de hypoconulide-entoconide « jumelés ».

Même si l'absence observée de postcingulide peut être due à l'érosion de la base de la couronne, celui-ci devait néanmoins être très réduit, voire même inexistant. L'état plésiomorphe ou peu dérivé de ces caractères se retrouve chez quelques formes de l'Albien-Cénomaniens nord-américain. Ainsi, le genre *Adelodelphys* présente un postcingulide relativement réduit. Ce dernier genre, tout comme *Kokopellia*, montre également un hypoconulide et un entoconide assez distinct l'un de l'autre. Il n'est donc pas étonnant d'observer de tels états de caractères sur la forme du Cénomaniens basal des Charentes.

Au sein des Metatheria, la forme d'Archingeay diffère nettement des Deltatheroidea. En effet, ces derniers présentent un paraconide hypertrophié, un trigonide élevé, une métacristide distale et un talonide étroit souvent dépourvu d'entoconide.

Quelques cas particuliers doivent être pris en compte parmi les Eutheria. Notons que le développement sub-égal du paraconide et du métaconide est un caractère plésiomorphe que l'on retrouve notamment chez quelques placentaires primitifs (par exemple *Montanalestes* de l'Aptien-Albien du Montana). Un groupe particulier de placentaires, les « Zhelestidae » (super-ordre des Ungulatomorpha), présente de nombreux points communs avec les marsupiaux : tendance bunodonte, trigonide peu élevé, paraconide positionné linguement, hypoflexide peu marqué. Outre ces caractères, l'absence de postcingulide chez certains « zhelestidés » (genre *Lainodon*) accentue la ressemblance avec la forme d'Archingeay. En revanche, chez ce groupe, le trigonide est plus ou moins comprimé mésio-distalement, et le paraconide est de taille réduite. Averianov & Archibald (2005) ont décrit les plus anciens « zhelestidés » (*Sheikhdzheilia rezvyii* et *Eozhelestes mangit*), du Cénomaniens inférieur d'Ouzbékistan. Chez ces taxons, le trigonide de la m1 est déjà très comprimé mésio-distalement, et le paraconide est très réduit, ce qui n'est pas le cas sur la forme du Cénomaniens des Charentes. Cependant, le fait que les seuls mammifères bien identifiés dans le Crétacé supérieur ouest-européen appartiennent à des « zhelestidés » datés du Campanien-Maastrichtien (voir plus bas), ajouté aux quelques similitudes observées, ne permet pas d'exclure totalement, dans l'état actuel de nos connaissances, l'hypothèse d'une appartenance de la forme d'Archingeay aux « zhelestidés ». Cependant, l'attribution à un marsupial primitif reste la plus probable et est retenue ici.

D'une manière générale, les mammifères de la partie moyenne du Crétacé demeurent pour le moment très mal connus. En Europe, hormis les trois dents décrites ici, aucun reste n'a été découvert pour la période s'étalant de l'Aptien au Santonien. Parmi les Theria, seuls trois genres (*Labes*, *Lainodon*, *Valentinella*) sont connus dans les dépôts continentaux campaniens-maastrichtiens du sud de la France et du nord de l'Espagne (Gheerbrant & Astibia, 1994,

1999 ; Ledoux, 1966 ; Sigé in Pol *et al.*, 1992 ; Tabuce *et al.*, 2004). De plus, ils correspondent tous à des euthériens « zhelestidés ». Une petite faunule, composée seulement de cinq dents incomplètes, a également été découverte dans le Crétacé terminal du Portugal (Antunes *et al.*, 1986). Elle regroupe des Eutheria indéterminés, ainsi que deux formes considérées comme de possibles marsupiaux et attribuées avec doute à *Alphadon* et *Pedionomys*. D'un autre côté, le Crétacé « moyen » (Albien-Cénomaniens) nord-américain a quant à lui livré une faune mammalienne relativement riche et diversifiée, particulièrement dans l'Utah (Cedar Mountain et Dakota Formations). Celle-ci constitue, au niveau des marsupiaux ou formes affines, le seul véritable élément de comparaison permettant d'éclaircir les affinités des spécimens charentais.

• Cedar Mountain Formation (Mussentuchit local fauna) (limite Albien-Cénomaniens) :

- *Adelodelphys muizoni* Cifelli, 2004 : ce genre monospécifique récemment décrit correspond à un marsupial de petite taille, aux caractères dentaires relativement plésiomorphes. Le trigonide est relativement peu élevé, avec un paraconide légèrement moins haut que le métaconide. Le talonide est large, avec un hypoconulide situé lingualement, proche de l'entoconide mais non joint à ce dernier. L'entoconide est moins élevé que l'hypoconulide. Un postcingulide labial est présent mais reste peu développé.
- *Kokopellia juddi* Cifelli, 1993 : ce genre monospécifique présente des molaires inférieures assez plésiomorphes, avec un paraconide bien développé, de taille comparable à celle du métaconide. Le talonide est large, avec un hypoconulide en position centrale et non totalement joint à l'entoconide.
- *Pariadens mckennai* Cifelli & Eaton, 1987 : le paraconide est, chez cette espèce, de même taille, voire plus grand que le métaconide. Le précingulide est bien marqué. Le talonide est assez étroit, avec un entoconide généralement moyennement développé et peu lié à l'hypoconulide.
- *Sinbadelphys schmidtii* Cifelli, 2004 : ce genre monospécifique de petite taille possède un paraconide et un métaconide de tailles sub-égales. Le talonide est aussi large ou plus étroit que le trigonide, avec un entoconide placé lingualement et un postcingulide bien marqué.

• Dakota Formation (« middle member ») (Cénomaniens supérieur) :

- *Alphadon clemensi* Eaton, 1993 : paraconide plus petit que le métaconide, entoconide plus grande cuspide du talonide.

- *Alphadon lillegraveni* Eaton, 1993 : paraconide et métaconide de taille similaire, entoconide plus grande cuspidé du talonide. L'hypoconide est ici plus grand que le couple hypoconulide-entoconide.
- *Dakotadens morrowi* Eaton, 1993 : ce genre monospécifique, aux affinités incertaines, présente des caractères typiques des marsupiaux, comme le paraconide et le métaconide sub-égaux, et l'entoconide lié à l'hypoconulide. *Dakotadens* est la fois proche de *Alphadon* (grand entoconide et hypoconide correspondant à la plus petite cuspidé du talonide) et de *Pariadens* (faible différence de hauteur entre le trigonide et le talonide).
- *Pariadens kirklandi* Cifelli & Eaton, 1987 : cette espèce diffère principalement de *P. mckennai* par un trigonide moins élevé ainsi que par un talonide plus large. L'entoconide, proche de l'hypoconulide, est ici plus développé, formant la plus grande cuspidé du talonide.
- *Protalphadon* sp.: ce genre décrit par Cifelli (1990) n'a été reconnu dans le Cénomaniens de la Dakota Formation que par des molaires supérieures. Dans le Campanien nord-américain, ce genre présente des molaires inférieures très proches de celles d'*Alphadon*. Le trigonide est relativement peu élevé, avec un paraconide légèrement plus petit que le métaconide. Le talonide est assez large.

Notons aussi qu'au Texas, différentes formations ont livré des Boreosphenida basaux (grade « tribothérien » *sensu* Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004) pour l'Aptien-Albien (Slaughter, 1965, 1968, 1971 ; Butler, 1978), ainsi qu'un Boreosphenida indéterminé (Krause & Baird, 1979) et un marsupial (Winkler *et al.*, 1995 ; Jacobs & Winkler, 1998) (connus respectivement par une prémolaire et une molaire) pour le Cénomaniens. Certaines de ces formes, dont les molaires inférieures sont connues (indiquées par un astérisque), peuvent également être directement comparées à nos spécimens.

• Antlers Formation (Aptien-Albien) :

- *Holoclemensia texana* Slaughter, 1968 (* ?) : le trigonide est élevé. Le paraconide est relativement réduit. Le talonide est étroit, avec un hypoconide bien développé.
- *Kermackia texana* Slaughter, 1971 (*) : il s'agit d'un genre de très petite taille. Le paraconide et le métaconide sont droits et de même taille. Le talonide est petit et étroit, avec un entoconide peu distinct. Une métacristide distale est présente.

- *Pappotherium pattersoni* Slaughter, 1965 (* ?) : le paraconide et le métaconide sont similaires et le talonide est assez large.
 - *Slaughteria eruptens* Butler, 1978 (*) : ce genre est caractérisé par un paraconide projeté en avant. Le talonide est aussi large que le trigonide.
 - *Trinititherium slaughteri* Butler, 1978 (*) : le trigonide est très élevé par rapport au talonide. Les cuspides sont droites. Un mésoconide est présent sur le talonide.
- Woodbine Formation (Cénomanién) :
- Boreosphenida, famille *incertae sedis*, gen. et sp. indéterminé. (Carter Field).
 - Marsupialia, famille *incertae sedis*, gen. et sp. indéterminé. (Bear Creek) (connu sous le nom de « Woodbine Marsupial ») (*) : il s'agit d'une molaire inférieure (m1) droite. Le trigonide est étiré mésio-distalement et assez peu élevé. Le paraconide est nettement moins haut que le métaconide. Le talonide est aussi large que le trigonide. L'hypoconulide est situé lingualement, à proximité de l'entoconide.

Pour conclure, les deux trigonides et le talonide découverts dans le Cénomanién basal d'Archingeay appartiennent probablement à un unique taxon. Cette forme présente des caractères (fort développement du paraconide ; faible différence de hauteur entre le trigonide et le talonide) permettant de la rapprocher des métathériens, et en particulier de certains marsupiaux basaux (Ameridelphia) contemporains aux affinités incertaines, comme *Adelodelphys* ou *Simbadelphys*. Quelques similitudes avec les « Alphadontidae » peuvent également être observées. En revanche, la forme des Charentes se distingue du genre *Pariadens* (classiquement rattaché aux « Stagodontidae ») par le paraconide moins développé que le métaconide. Concernant les Boreosphenida basaux de grade « tribothérien », les quelques rares molaires inférieures connues, bien que dépourvues de postcingulide, présentent généralement un trigonide plus élevé et un talonide plus réduit et plus étroit. Enfin, l'hypothèse d'une relation de parenté avec les « Zhelestidae » du Cénomanién d'Ouzbékistan est rejetée, ces derniers présentant un trigonide bien différent (forte compression mésio-distale ; paraconide très réduit).

Restes divers produits par des vertébrés

Les coprolithes

Les coprolithes peuvent être présents en assez grande quantité dans certains niveaux du Cénomaniens des Charentes, où ils sont systématiquement associés aux microrestes de vertébrés. C'est particulièrement le cas des sables et argiles glauconieuses de la sous-unité B2 (Cénomaniens inférieur), qui livrent de très nombreux galets phosphatés centimétriques.

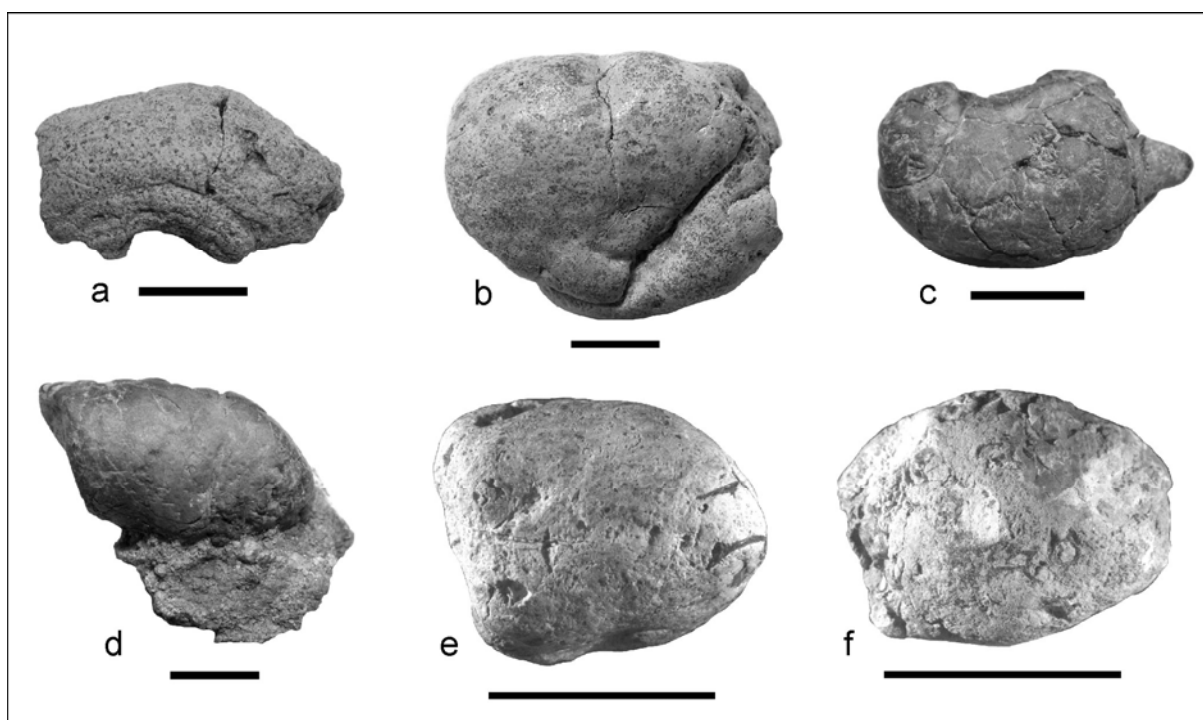


Figure 3.22. Différents types de coprolithes retrouvés dans le Cénomaniens des Charentes. **a** : forme spiralée présentant des sillons longitudinaux (type 1) (Fouras-Vauban) ; **b** : forme massive, lisse et irrégulière (type 2) (Traslemaire) ; **c**, **d** : forme ovoïde annelée présentant une extrémité pointue (type 3) (Fouras Bois-Vert) ; **e**, **f** : forme ovoïde contenant de nombreuses petites vertèbres de téléostéens (type 4) (Fouras-Vauban). Barres d'échelle : 1 cm.

Une partie de ces éléments phosphatés correspond sans ambiguïté à des coprolithes du fait de leur forme ou de leur contenu. Certains présentent en effet à leur surface plusieurs petits éléments osseux, principalement des vertèbres, appartenant certainement à des poissons téléostéens. Ce type de coprolithes a été décrit par Welton & Farish (1993), Hattin (1996) et Martill & Naish (2001), et a été attribué selon les auteurs à des poissons, des crocodiliens ou des dinosaures théropodes. D'autres types de coprolithes sont représentés par des formes mamelonnées, pointues à une extrémité ou spiralées. Ces dernières sont produites par des

poissons (principalement des requins) pourvus d'une valvule spirale (Martill & Naish, 2001). Ghosh *et al.* (2003) ont récemment figuré différentes classes de coprolithes attribués à des dinosaures sauropodes, certaines étant morphologiquement semblables au matériel du Cénomaniens des Charentes. Cependant, il est généralement difficile d'attribuer avec précision la plupart des coprolithes.

Les coquilles d'œuf

Un unique fragment de coquille a été récolté. Son analyse en vue d'une détermination n'a pas été réalisée. L'extrême rareté de ce type de reste dans les faciès paraliques marins du Cénomaniens des Charentes est certainement liée aux conditions physico-chimiques du milieu, non favorable leur préservation.

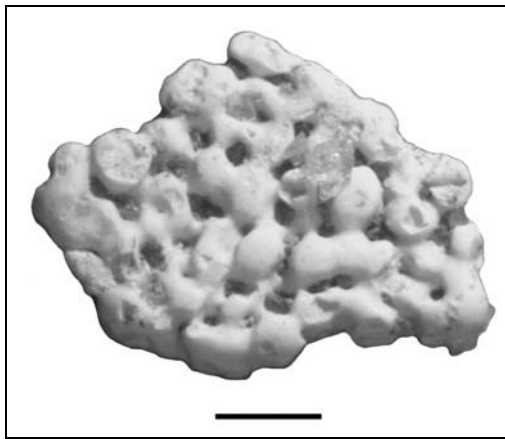


Figure 3.23. Fragment de coquille d'œuf indéterminée découvert dans le Cénomaniens (B2) de Traslemaine. Barre d'échelle : 1 mm.

- IV -

Taphonomie

IV - TAPHONOMIE

4.1. Contexte sédimentaire

Hormis le gisement à macrorestes de Fouras Bois-Vert (Néraudeau *et al.*, 2003), tous les assemblages de vertébrés (microrestes) du Cénomanien inférieur proviennent de niveaux meubles détritiques caractérisés par d'importants apports terrigènes (Néraudeau *et al.*, 2005 ; Vullo *et al.*, 2003, 2005). Durant le Cénomanien inférieur, la sédimentation terrigène provient de deux origines, l'une occidentale (terminaison méridionale du Massif armoricain), l'autre orientale (nord-ouest du Massif Central) (Moreau, 1996). La limite géographique de ces deux alimentations sableuses se situait alors quelques kilomètres à l'est de Cognac (Moreau, 1996).

Granulométrie

Si tous les niveaux à vertébrés du Cénomanien inférieur se sont formés dans un contexte sédimentaire régional globalement homogène, les différentes fractions granulométriques et l'usure des grains peuvent être très variables selon les gisements, témoignant ainsi de conditions sédimentologiques et hydrodynamiques locales bien distinctes.

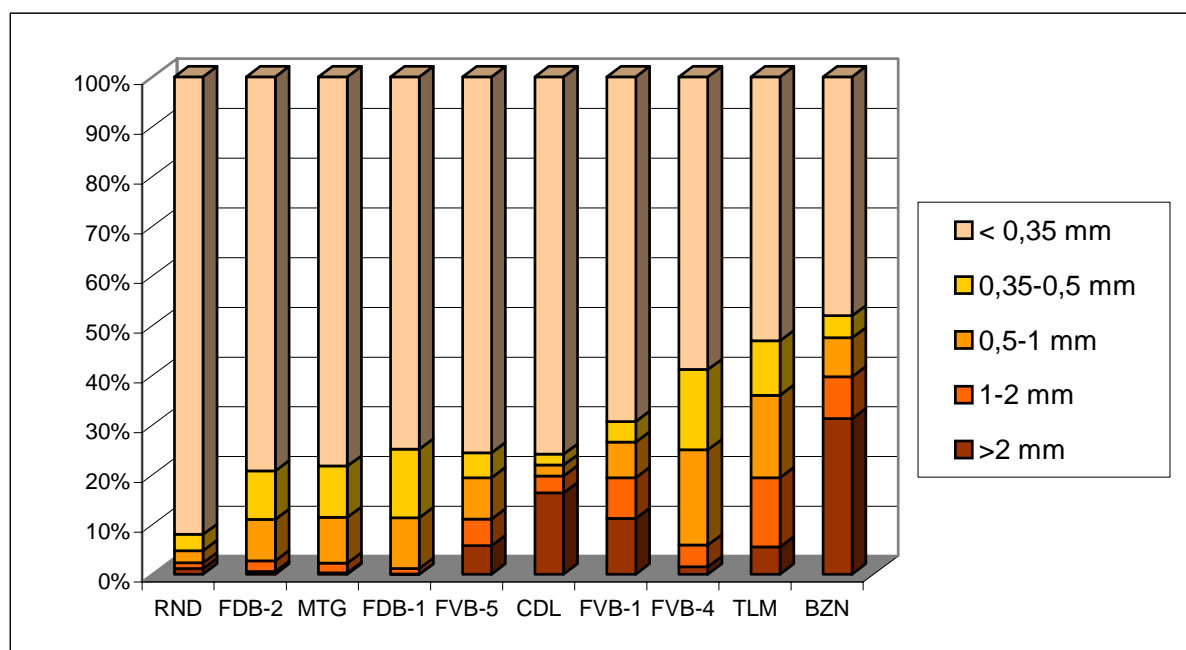


Figure 4.1. Histogramme illustrant la granulométrie des principaux niveaux à microrestes de vertébrés du Cénomanien inférieur des Charentes (pourcentages de la masse de sédiment sec).

De plus, une part non négligeable de la sédimentation peut correspondre pour certains niveaux à la composante biogène. Il s'agit principalement des bioclastes carbonatés issus de la fragmentation de tests et de coquilles (foraminifères, lamellibranches, échinodermes, etc.).

La granulométrie des principaux gisements du Cénomanién inférieur a été analysée puis représentée sur un histogramme synthétique (Fig. 4.1). La fraction inférieure à 0,35 mm, dépourvue de microrestes de vertébrés identifiables, n'a pas été étudiée. Dans cette analyse granulométrique, le faciès des Renardières se distingue des autres par sa très faible teneur (8%) en éléments supérieurs à 0,35 mm. Les graviers et le sable quartzeux y sont en effet rares, le sédiment étant principalement constitué de boue, de petites pelotes phosphatées (coprolites ?) et de concrétions carbonatées. Les « faluns » de Cadeuil présentent sensiblement le même pattern pour les fractions comprises entre 0,35 et 2 mm (7 à 8% de la masse de sédiment sec). Une différence est toutefois observée au niveau de la fraction la plus grossière. En effet, le faciès de Cadeuil est marqué par l'abondance des bioclastes calcaires de taille moyenne, dus au fort développement des orbitolines, huîtres et rudistes. En exceptant la composante biogène, on pourrait donc considérer que les milieux de dépôt des Renardières et de Cadeuil étaient soumis à des apports terrigènes comparables. Cependant, une telle comparaison n'est valable que pour un taux de sédimentation constant entre les différents niveaux. Ce paramètre demeure difficile à évaluer avec précision.

Un second type de pattern granulométrique se détache, regroupant les deux niveaux de Font-de-Benon et celui de Montagan. Ces sédiments silto-sableux, sans aucun liant argileux, sont caractérisés par une fraction grossière supérieure à 2 mm pratiquement négligeable (la valeur légèrement plus élevée pour FDB-2 par rapport à FDB-1 est causée par l'abondance des bioclastes), avec néanmoins près de 20% de la masse de sédiment sec comprise entre 0,35 et 2 mm. Les trois niveaux de Font-de-Benon et Montagan présentent donc un granoclassement similaire, caractérisé par la prédominance des sables fins et moyens, par la rareté des sables grossiers et des graviers, ainsi que par l'absence de particules argileuses (vannage des particules les plus fines ?).

Enfin, les niveaux de Fouras-Vauban, de Traslemaine et de la Buzinie sont riches en éléments plus grossiers. Les particules supérieures à 0,5 mm représentent de 20% (FVB-5) à 50% (BZN) de la masse de sédiment sec. A la Buzinie, la forte proportion (près d'un tiers) d'éléments supérieurs à 2 mm est due, outre les graviers et les nombreux bioclastes, à l'importante quantité de galets calcaires remaniés de la sous-unité B1 sous-jacente.

Cependant, les argiles et particules fines et moyennes composent également en grande partie ce type de niveau caractérisé par une granulométrie très hétérogène.

Types de faciès

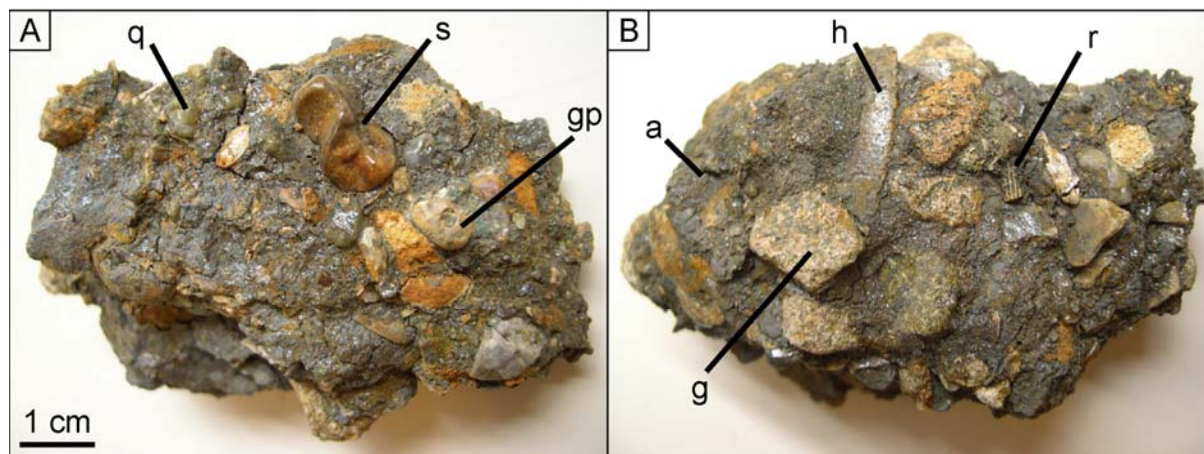


Figure 4.2. Conglomérat du Cénomanien inférieur de la Buzinie, vues supérieure (A) et inférieure (B) d'un même bloc. Légendes : matrice argileuse (a) ; galet calcaire (g) ; galet phosphaté (gp) ; huître (h) ; quartz (q) ; radiole d'échinide (r) ; vertèbre de *Simoliophis* (s).

Les faciès à restes de vertébrés rencontrés paraissent à l'œil nu assez variables, de par la proportion de bioclastes et d'éléments terrigènes grossiers. L'un des plus remarquables est celui de la Buzinie (Fig. 4.2 et 4.3i). Il s'agit d'un conglomérat à matrice argileuse, incluant une très grande variété de lithoclastes (sables, graviers émoussés de quartz, galets calcaires) et de bioclastes d'origines diverses (lignite, ambre, coquilles et tests d'invertébrés marins, vertébré marins et continentaux). Il correspond au faciès le plus hétérogène de tous les niveaux étudiés. A l'inverse, les niveaux de Font-de-Benon 1-2, des Renardières ou de Fouras-Vauban 4 présentent un faciès beaucoup plus homogène, dû à l'existence d'un granoclassement et d'une dissolution des coquilles (Fig. 4.3a, b, d, f). Les autres niveaux montrent un type de faciès intermédiaire, à la fois assez coquillier et graveleux (Fig. 4.3c, e, g, h).



◀ **Figure 4.3.** Types de faciès des niveaux à vertébrés du Cénomanien des Charentes (après lavage-tamassage à 1 mm). a : Font-de-Benon 1 (« sables roux ») ; b : Font-de-Benon 2 (« sables coquilliers ») ; c : Cadeuil ; d : Les Renardières ; e : Fouras-Vauban 1 (« conglomérat de base ») ; f : Fouras-Vauban 4 (« sables verts supérieurs ») ; g : Montagan ; h : Traslemaine ; i : La Buzinie. Légendes : bois (b) ; concrétions calcaires (c) ; galets calcaires (g) ; huîtres (h) ; orbitolines (o) ; quartz (q).

4.2. Taphonomie descriptive et quantitative

Tailles des restes

L'analyse de la distribution de la fréquence de taille des éléments constituant un assemblage est une étape indispensable pour établir des comparaisons d'ordre taphonomique entre les différents niveaux étudiés. Concernant les assemblages de microrestes, Blob & Fiorillo (1996) ont réalisé une telle analyse à partir de plusieurs sites du Crétacé supérieur nord-américain. Ils ont montré que la distribution de la fréquence de taille (LJFL) était susceptible de varier selon les sites, même identiques d'un point de vue sédimentologique, influant ainsi sur la composition faunique de l'assemblage. Afin d'évaluer la distribution de la fréquence de taille pour chacun des sites en réduisant le biais taxonomique, il est recommandé de mesurer seulement les éléments indéterminés (Blob & Fiorillo, 1996 ; Brinkman *et al.*, 2004). Seuls les sites présentant une même distribution de taille pourront être comparés d'un point de vue faunique (fréquence relative des différents taxons).

Pour chaque gisement du Cénomanien inférieur (ceux du Cénomanien supérieur ne peuvent être intégrés faute de matériel), les mesures ont été réalisées sur la totalité des éléments disponibles (pour les niveaux les moins échantillonnés), ou sur un ensemble d'éléments tirés aléatoirement ($n = 39$ à 55). Dans ce dernier cas la valeur maximale observée est incorporée. Il convient de préciser que les mesures n'ont été effectuées que sur les restes ne présentant aucune cassure fraîche liée à la récolte. Les éléments de moins de 1 millimètre n'ont pas été pris en compte afin d'éviter ce biais. Le résultat de ces mesures peut être visualisé à l'aide d'un diagramme en « boîtes à moustaches ». Une analyse cluster (coefficient de rang de Spearman) basée sur les distributions de la fréquence de taille (valeurs en pourcentage indiquées dans le Tableau 4.1) permet de hiérarchiser les niveaux en fonction de ce critère (Fig. 4.4).

Tableau 4.1. Proportion (%) de chaque intervalle de tailles des éléments indéterminés pour les différents sites du Cénomanien inférieur. Les intervalles de taille adoptés sont ceux définis par Brinkman *et al.* (2004). La valeurs les plus forte de chaque site est en caractères gras.

	CDL	FDB1	FDB2	RND	FVA1	FVA4	FVA5	TLM	BZN	MTG	FBV
1 - 2 mm	0	9,1	27,9	0	0	10,6	0	0	0	1,9	0
2 - 3 mm	5,1	21,8	30,2	9,8	11,4	40,4	17,1	10,2	0	13,5	0
3 - 4 mm	12,8	40,0	30,2	9,8	25,0	19,1	22,0	20,4	7,4	7,7	0
4 - 5 mm	33,3	10,9	11,6	15,7	9,1	8,5	24,4	12,2	14,8	23,1	0
5 - 10 mm	38,5	16,4	0	49,0	22,7	21,3	31,7	24,5	42,6	34,6	0
10 - 20 mm	10,3	1,8	0	9,8	22,7	0	4,9	14,3	18,5	17,3	17,1
20 - 30 mm	0	0	0	3,9	2,3	0	0	14,3	11,1	1,9	19,5
> 30 mm	0	0	0	2,0	6,8	0	0	4,1	5,6	0	63,4

Trois types d'assemblages peuvent ainsi être mis en évidence. Un premier et unique site, Fouras Bois-Vert, se distingue de tous les autres par son assemblage constitué d'éléments pluricentimétriques (moyenne = 4,2 mm). C'est ce gisement qui a notamment livré l'ulna (long de 25 cm) et l'extrémité distale de tibia d'ornithopode, ainsi que tous les grands fragments de carapaces de Solemydidae (jusqu'à 12 cm). Une telle taphocénose peut être qualifiée d'« assemblage à méso-restes ». A l'opposé, trois niveaux (Font-de-Benon 1 et 2 ; Fouras-Vauban 4) recèlent des débris de vertébrés majoritairement inférieurs à 5 mm, les éléments supra-centimétriques étant extrêmement rares, voire absents. Enfin, un ensemble intermédiaire regroupe des assemblages dont la taille moyenne des restes est globalement comprise entre 5 et 10 mm. Au sein de cette catégorie, les assemblages de Fouras-Vauban 1, Traslemaine et la Buzinie sont plus hétérogènes, avec une proportion importante d'éléments supérieurs à 1 cm, certains pouvant atteindre 5 à 7 cm.

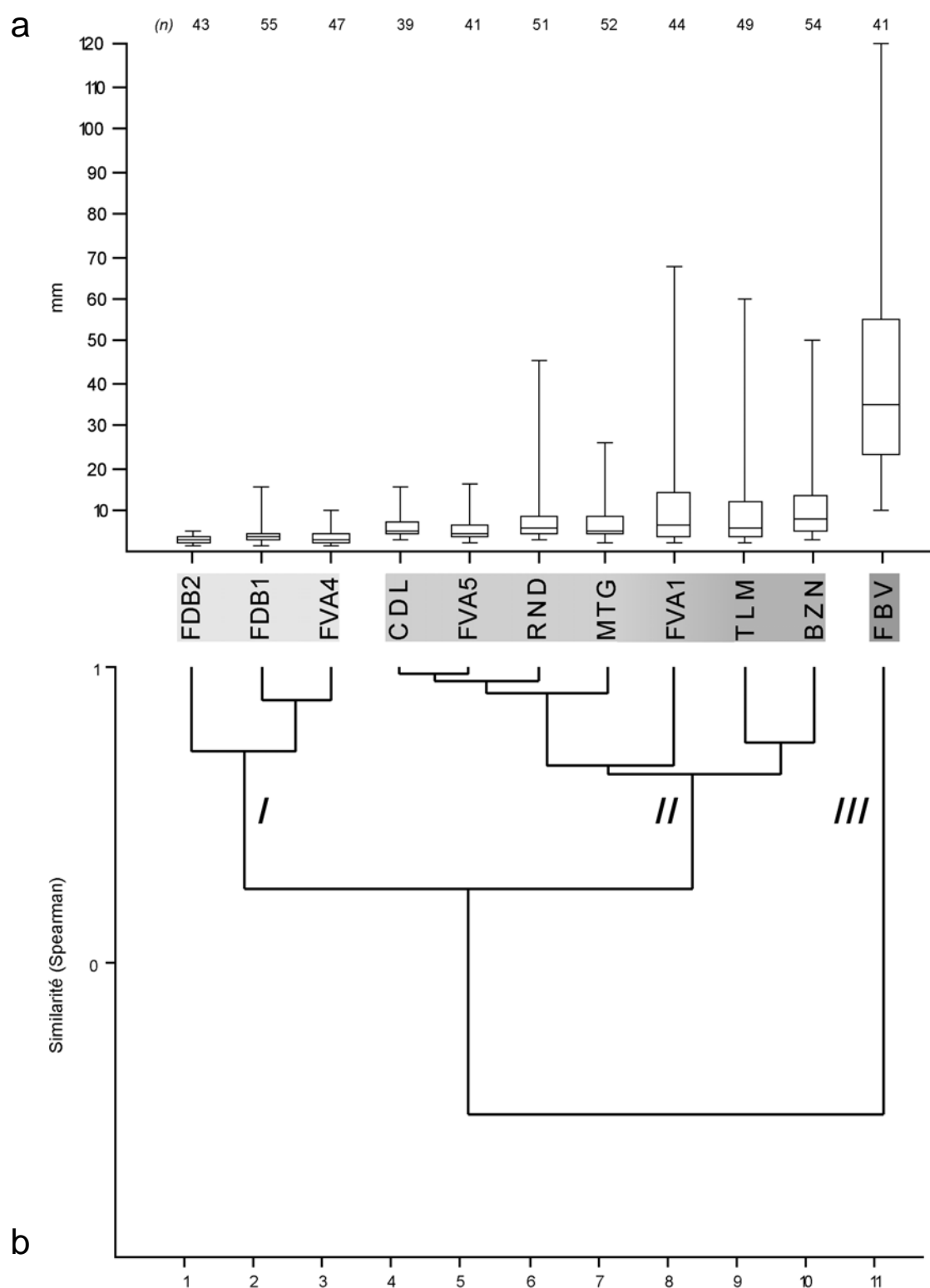


Figure 4.4. Diagramme en « boîtes à moustaches » (« box plot ») illustrant la distribution de la variable « taille des éléments indéterminés » selon les niveaux (a), et dendrogramme de similitude (coefficient de rang de Spearman), obtenu par l'analyse cluster (méthode UPGMA) des différents profils de taille des éléments indéterminés (b). L'analyse cluster matérialise la hiérarchie prévisualisée dans le diagramme en « boîtes à moustaches », en distinguant trois ensembles principaux (I : taille moyenne < 5 mm ; II : taille moyenne comprise entre 5 et 10 mm ; III : taille moyenne pluricentimétrique).

Parallèlement, l'étude de la taille des restes d'un taxon particulier en fonction des différents niveaux a été réalisée. L'espèce « *Carcharias* » *amonensis* étant extrêmement abondante dans la plupart des gisements, plus de mille dents ont ainsi pu être mesurées (hauteur de la face labiale). Ces spécimens proviennent de douze niveaux du Cénomanién inférieur et supérieur.

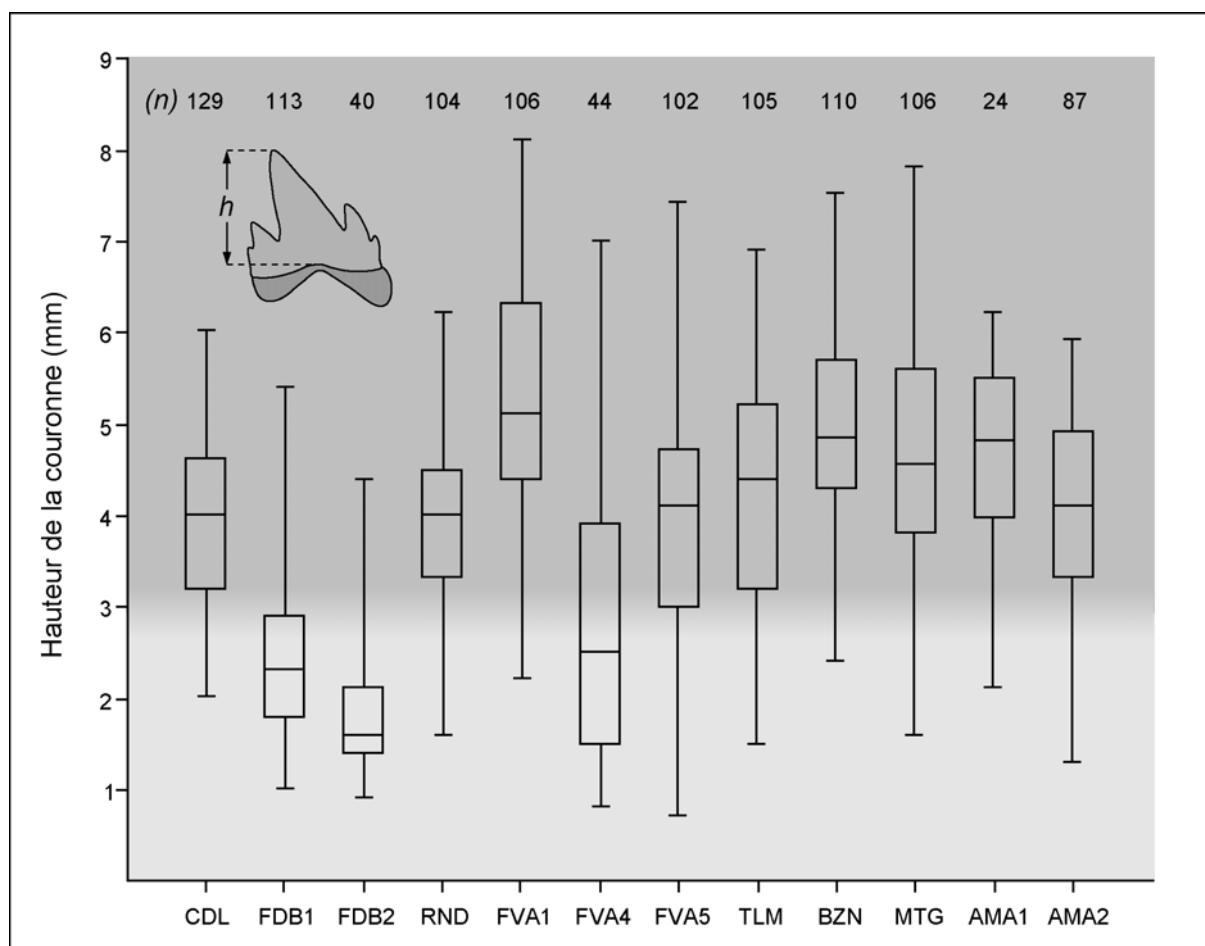


Figure 4.5. Diagramme en « boîtes à moustaches » (« box plot ») illustrant la distribution de la variable « hauteur de la couronne » selon les niveaux. Trois assemblages (FDB1, FDB2 et FVA4) semblent avoir livré des dents de plus petite taille.

Le diagramme en « boîtes à moustaches » (la médiane, l'intervalle inter-quartile entre Q1 et Q3 représentant 50% des observations, et les valeurs minimum et maximum sont indiqués) permet de discerner à première vue une certaine hétérogénéité de la taille des dents selon les niveaux (Fig. 4.5). Les tests de Bartlett, Brown & Forsythe, O'Brien et Levene rejettent tous l'hypothèse d'homogénéité des variances, ce qui ne nous permet pas d'effectuer une ANOVA classique, ni d'appliquer le test HSD de Tukey (test de comparaison multiple

permettant de comparer deux à deux les moyennes). Cependant, une ANOVA de Welch (intégrant une correction qui compense l'hétérogénéité des variances) confirme que la taille des dents varie significativement en fonction des niveaux. Il est alors possible de vérifier l'égalité des moyennes en procédant à un test de chevauchement des intervalles de confiance à 99% (Fig. 4.6). Celui-ci confirme de manière significative la différence de taille entre les dents des assemblages (FDB1-2/FVA4) et celles des autres assemblages.

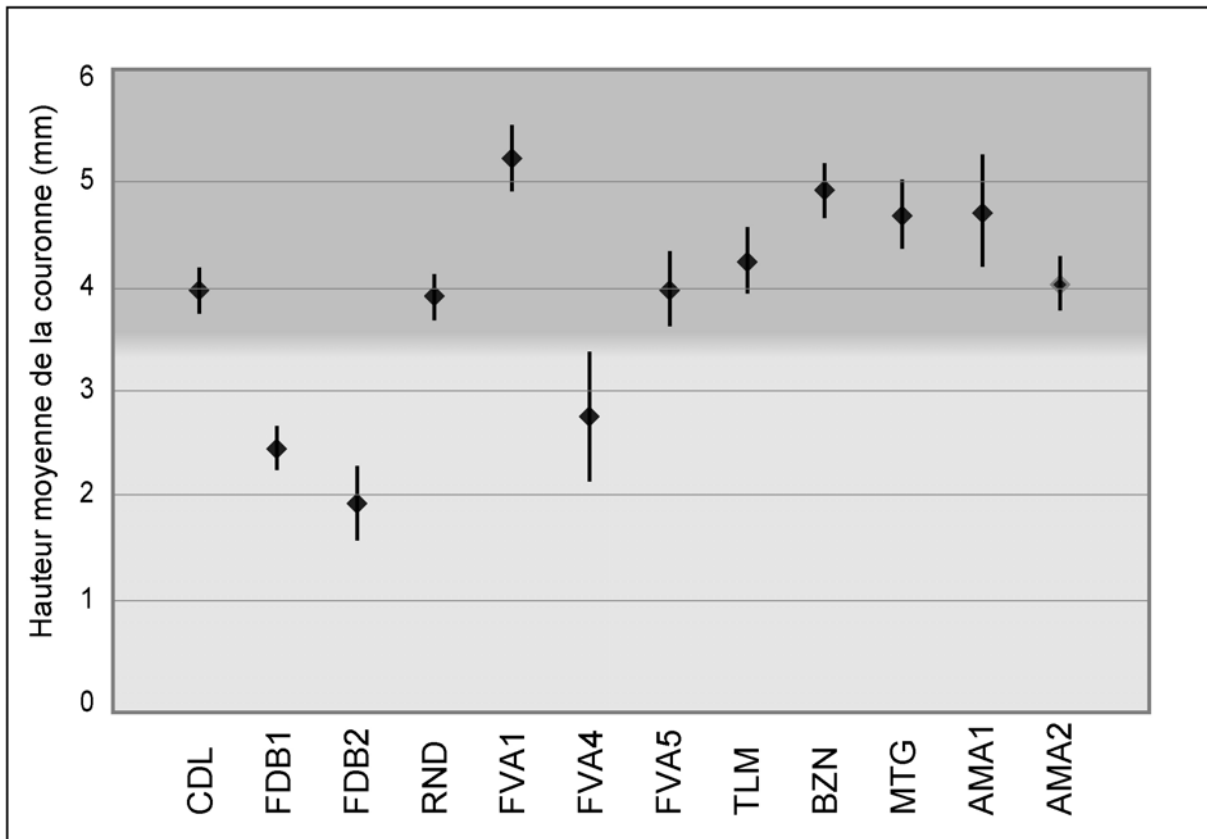


Figure 4.6. Diagramme indiquant la hauteur moyenne de la couronne des dents de « *Carcharias* » *amonensis* pour chaque niveau, ainsi que l'intervalle de confiance au seuil de 99% correspondant. Deux grands ensembles ne se chevauchent pas du tout, confirmant ainsi de manière significative l'existence réelle de deux types d'assemblage distincts, l'un à « petites dents » (en gris clair) et l'autre à « grandes dents » (en gris foncé), comme cela avait été pressenti sur la Figure 4.5.

Plusieurs causes, combinées ou non, peuvent être à l'origine de différences de taille des dents d'un même taxon entre des assemblages stratigraphiquement et/ou géographiquement distincts:

- d'ordre écologique : la ségrégation (temporelle ou spatiale) des biotopes entre les juvéniles et les adultes. Cela est observé par exemple chez le requin nourrice, chez qui

les adultes se rencontrent dans des environnements plus distaux et plus profonds que pour les juvéniles (Castro, 2000). Une telle structuration de la population est ainsi susceptible d'être retranscrite à l'échelle de la thanatocénose.

- d'ordre évolutif : l'évolution de la taille d'un taxon au cours du temps. Noubhani & Cappetta (1992) ont décrit l'évolution de la taille des dents du carcharhiniforme *Abdounia beaugei* durant l'Yprésien et le Lutétien inférieur (Eocène). Une augmentation de la taille a ainsi pu être mise en évidence au sein de la lignée.
- d'ordre taphonomique : le tri granulométrique. L'action hydrodynamique peut scinder un assemblage initial en plusieurs catégories de taille. Outre le granoclassement, le tri en fonction de la forme et de la densité n'entre pas en compte dans ce cas puisque ces paramètres restent constants au sein d'un même taxon.

L'hypothèse de l'augmentation graduelle de la taille au cours du temps peut être rejetée. En effet, aucune relation entre la taille et l'origine stratigraphique n'est observée. Il est ensuite difficile de trancher entre les deux autres hypothèses, toutes deux plausibles. Cependant, l'analyse réalisée sur la taille des restes indéterminés semble valider l'hypothèse du tri granulométrique : les assemblages de Font-de-Benon 1-2 et de Fouras-Vauban 4 forment également un ensemble homogène, caractérisé par la petite taille de ses éléments (groupe I dans la Figure 4.4). La taille réduite des restes constituant ces assemblages est donc apparemment indépendante de l'origine taxonomique des microrestes. Néanmoins, une telle observation ne permet pas d'exclure totalement la possibilité d'une paléocommunauté d'origine composé majoritairement de juvéniles. En effet, le contexte environnemental général et l'écologie de certains taxons (requins orectolobiformes) sont compatibles avec l'existence d'une aire de nurserie (Vullo *et al.*, 2003).

Abrasion

L'évaluation du degré d'abrasion et de dégradation des os et des dents constitue, à travers différents stades préalablement définis, un outil couramment utilisé dans les études taphonomiques. Ainsi, Shipman (1977, 1981) et Fiorillo (1988) ont établi des échelles d'abrasion comprenant respectivement trois et quatre paliers. Celles-ci ont récemment été reprises dans leurs grandes lignes par Cook (1995) et Laudet & Antoine (2005).

Les stades d'abrasion définis pour les os sont les suivants (Fig. 4.9) :

- stade 1 : l'os ne montre aucune trace d'abrasion ; les arêtes ou cassures sont très anguleuses ; l'ornementation, lorsqu'elle est présente, est très nette.
- stade 2 : l'os montre une légère abrasion, avec des arêtes ou cassures émoussées ; l'ornementation, lorsqu'elle est présente, est atténuée.
- stade 3 : l'os est nettement abrasé et a perdu une partie de son cortex ; l'os spongieux interne apparaît en partie ; la forme générale s'arrondit.
- stade 4 : l'os est totalement abrasé, prenant ainsi la forme d'un galet.

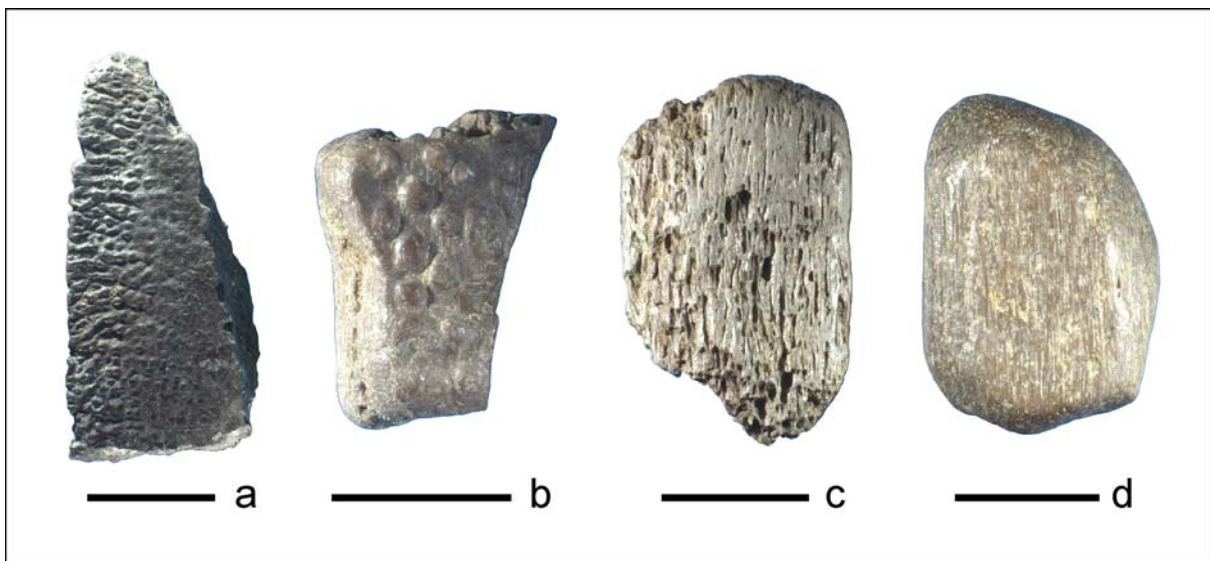


Figure 4.7. Différents stades d'abrasion des os. a : stade 1 (chélonien ; Fouras Bois-Vert) ; b : stade 2 (chélonien ; Traslemaine) ; c : stade 3 (*incertae sedis* ; Traslemaine) ; d : stade 4 (*incertae sedis* ; Traslemaine). Barres d'échelle : 1 cm.

Cette analyse a été réalisée pour les assemblages ayant livré suffisamment d'éléments (> 1 cm) permettant la reconnaissance du stade. Ainsi, Font-de-Benon 1-2 et Fouras-Vauban 4-5 ne sont pas pris en compte, et Fouras Bois-Vert a pu être testé. La Figure 4.8 indique clairement que les restes osseux de Fouras Bois-Vert sont nettement moins abrasés que ceux des autres assemblages. Au sein de ce dernier groupe, les restes de Traslemaine et de la Buzinie présentent l'abrasion la plus forte. Une telle analyse offre une mesure qualitative de la durée de transport et du délai avant enfouissement. Ces paramètres sont donc assez similaires pour l'ensemble des assemblages, excepté celui de FBV, pour qui l'enfouissement des restes a dû intervenir assez rapidement. Les restes de Traslemaine et de la Buzinie, très roulés dans l'ensemble, témoignent de conditions agitées, associées à un temps de résidence sur le substrat relativement long (faible taux de sédimentation).

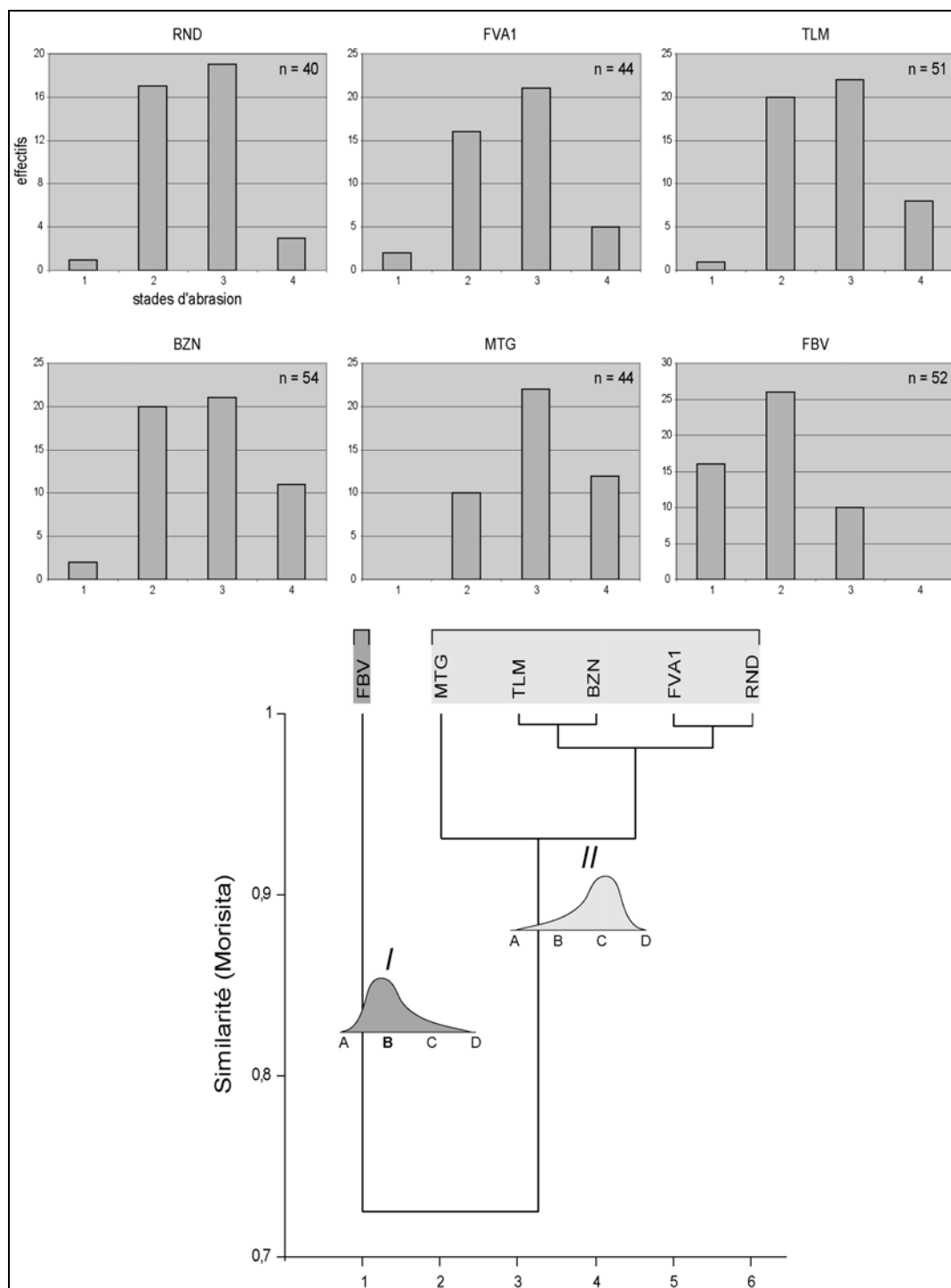


Figure 4.8. Histogrammes montrant pour chacun des niveaux la répartition des stades d'abrasion des éléments (os) indéterminés ; Dendrogramme de similitude (index de Morisita), obtenu par l'analyse cluster (méthode UPGMA) des différents niveaux à vertébrés par rapport au degré d'abrasion des éléments indéterminés. Deux ensembles principaux se distinguent (I et II), regroupant les niveaux en fonction du taux d'abrasion des éléments indéterminés. L'ensemble I, correspondant à un échantillon d'os extrêmement bien préservés (stades A et B dominants), n'est représenté que par le niveau à mésorestes de Fouras Bois-Vert. Le second groupe (II) rassemble des assemblages contenant des fragments osseux globalement plus abrasés (stade C dominant).

Concernant les dents, les degrés d'abrasion sont ici répartis sur cinq stades du fait du nombre plus important de caractères observables (Fig. 4.9).

Les stades d'abrasion définis pour les dents sont les suivants :

- stade 1 : la dent est généralement complète ; la couronne et la racine sont intactes et non abrasées, montrant des cuspidés parfaitement pointues et tranchantes, ainsi qu'un net sillon.
- stade 2 : la dent est généralement complète ; la couronne et la racine ont subi une faible abrasion, entraînant un léger arrondissement des bords et l'atténuation du sillon.
- stade 3 : la dent est incomplète et patinée, mais un denticule latéral peut subsister ; les lobes, le sillon et la protubérance médio-linguale de la racine ont pratiquement disparus.
- stade 4 : la dent est réduite à sa cuspide principale, munie à sa base d'une racine résiduelle informe, voire pratiquement absente.
- stade 5 : la dent, très roulée, est réduite à sa cuspide principale ; la racine, rabotée, est pratiquement indiscernable de la couronne ; l'ensemble présente un contour sub-ovale.

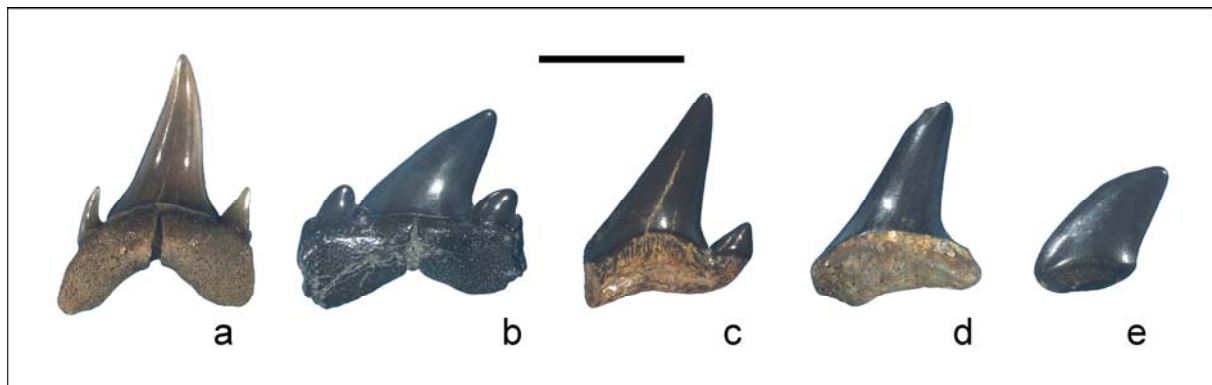


Figure 4.9. Différents stades d'abrasion des dents ; exemple de « *Carcharias* » *amonensis*. a : stade 1 (Fouras-Vauban) ; b : stade 2 (La Buzinie) ; c : stade 3 (La Buzinie) ; d : stade 4 (La Buzinie) ; e : stade 5 (La Buzinie). Barre d'échelle : 5 mm.

Les fréquences des stades d'abrasion sont données pour chaque assemblage sur les histogrammes de la Figure 4.10. L'analyse cluster de la Figure 4.11 permet de visualiser les trois grands types de profils d'abrasion (I, II et III). Le premier correspond aux dents de l'Amas1, caractérisées par leur excellent état de préservation. Les deux autres groupes sont plus proches l'un de l'autre. Cependant, le groupe II présente des dents moyennement abrasées, alors que le groupe III rassemble les assemblages comptabilisant un maximum de dents au stade D.

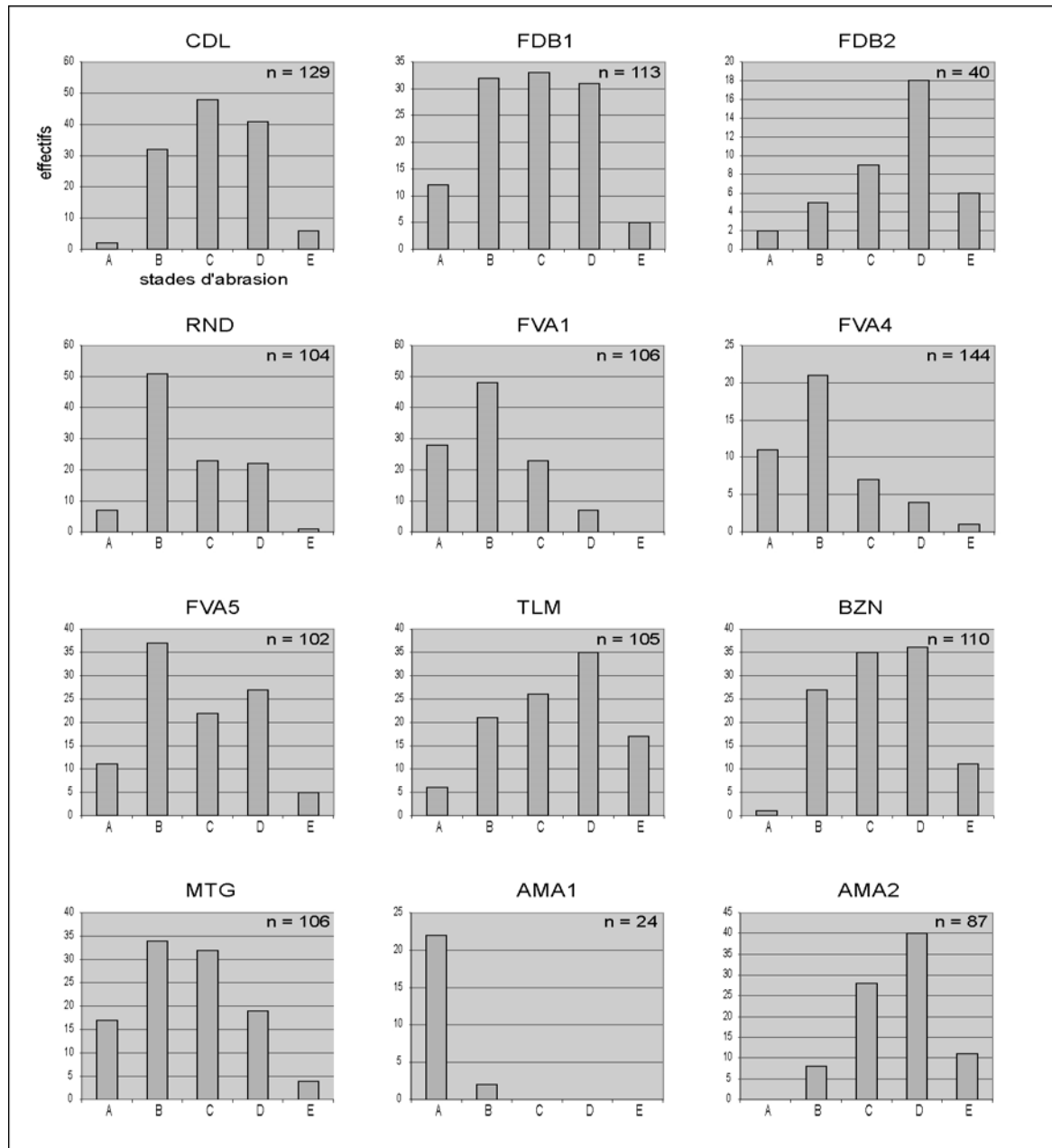


Figure 4.10. Histogrammes montrant pour chacun des niveaux la répartition des stades d'abrasion des dents de « *Carcharias* » *amonensis*.

Comme cela a pu être montré avec les restes osseux, les assemblages de Traslemaine et de la Buzinie contiennent des dents très abrasées. Il est également intéressant de noter que les dents de Font-de-Benon 1 sont moins abrasées que celles de Font-de-Benon 2, témoignant certainement d'un léger changement dans les conditions hydrodynamiques. Ceci est dû à l'ouverture de plus en plus importante du milieu sur le domaine marin, comme l'atteste l'important développement de la faune d'invertébrés marins (petits rudistes, huîtres, échinodermes...) et l'augmentation du biodétritisme (Vullo *et al.*, 2003).

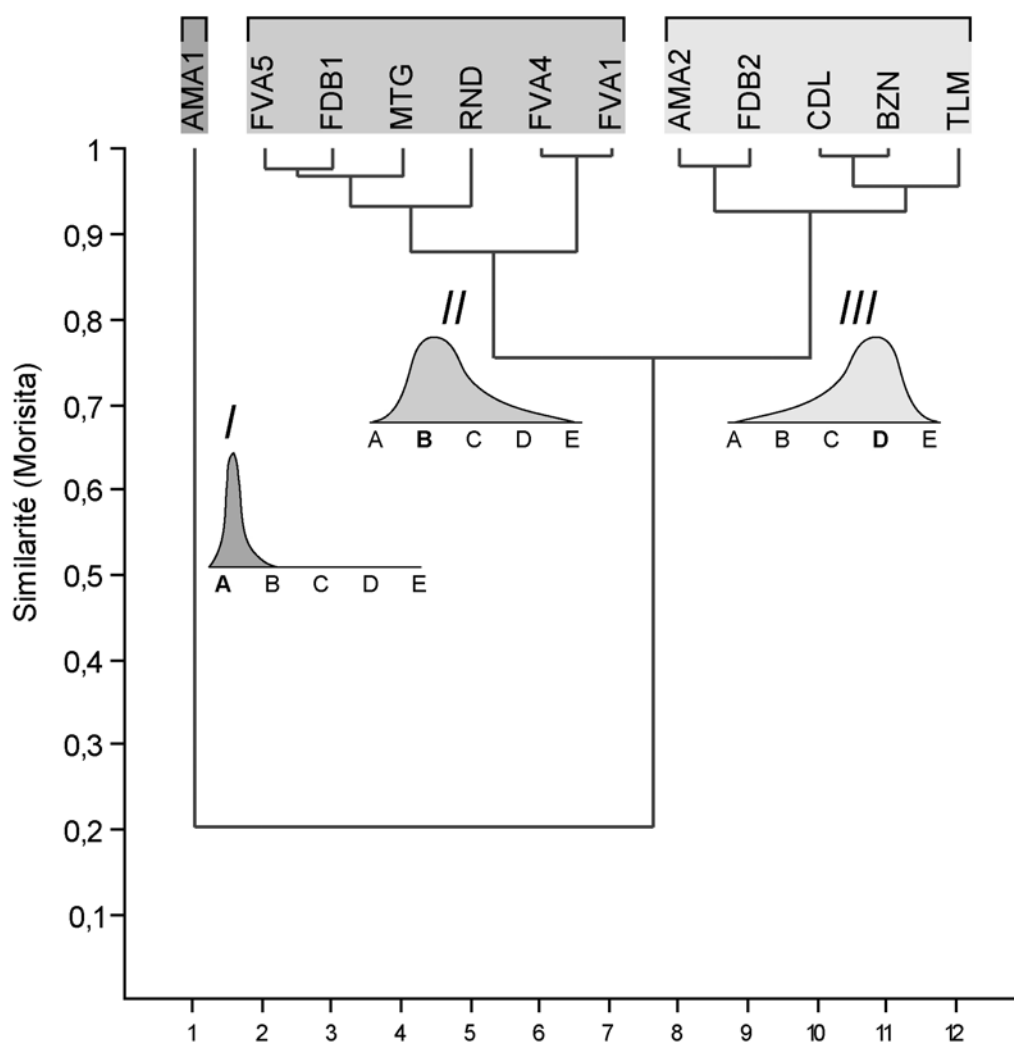


Figure 4.11. Dendrogramme de similitude (index de Morisita), obtenu par l'analyse cluster (UPGMA) des différents niveaux à vertébrés par rapport au degré d'abrasion des dents de « *Carcharias* » *amonensis*. Trois ensembles principaux se distinguent (I, II et III), regroupant les niveaux en fonction du taux d'abrasion des dents. L'ensemble I, correspondant à un échantillon de dents extrêmement bien préservées (stade A dominant), n'est représenté que par le niveau d'« argiles téglines » de l'Amas. Le second groupe (II) rassemble des assemblages de dents globalement bien préservées (stade B dominant). L'ensemble III correspond à des assemblages de dents ayant majoritairement subi une forte abrasion (stade D dominant).

Fragmentation et cassures fraîches

La fragmentation originelle peut surtout être observée au sein d'assemblage de mésorestes, lesquels présentent en général des cassures fraîches intervenues avant l'enfouissement. La fragmentation originelle est en revanche difficile à évaluer sur les assemblages de microrestes, du fait des cassures occasionnées durant le lavage-tamassage.



Figure 4.12. Fragment de carapace de Solemydidae en place dans les argiles glauconieuses du gisement de Fouras Bois-Vert (Cénomaniens inférieurs). Les cassures nettes et anguleuses témoignent d'une fragmentation énergétique doublée d'un enfouissement rapide.

Aucune analyse statistique n'a été menée sur ce paramètre, réellement observable seulement sur les méso-restes de l'assemblage de Fouras Bois-Vert. La Figure 4.12 montre un fragment de carapace de tortue encore inclus dans le sédiment encaissant. Ce reste osseux, incomplet mais non abrasé (ornementation intacte), se caractérise à la fois par son contour anguleux et ses arêtes vives. Ce type de préservation est fréquent à Fouras Bois-Vert, et est en accord avec le caractère soudain et relativement énergétique de ce dépôt autocyclique.

Perforations

Micro-perforations

De nombreuses dents de sélaciens sont marquées, principalement au niveau de leur racine, par des perforations d'un diamètre d'à peine 10 μm , formant un réseau de galeries. Deux ichnogénres ont été reconnus : *Mycelites* formant des galeries irrégulières (Fig. 4.13a, c, d), et *Abeliella* formant un réseau radiaire (Fig. 4.13b). La nature des micro-organismes responsables de ces traces demeure mystérieuse (hyphes fongiques ?). Ces microperforations sont particulièrement présentes sur les dents des assemblages de l'unité B2 (Fouras-Vauban1, Traslemaine, la Buzinie, Montagan). Selon Underwood *et al.* (1999), une forte relation semble exister entre le degré de micro-perforations et le taux de sédimentation, de même qu'avec la quantité de phosphate disponible.

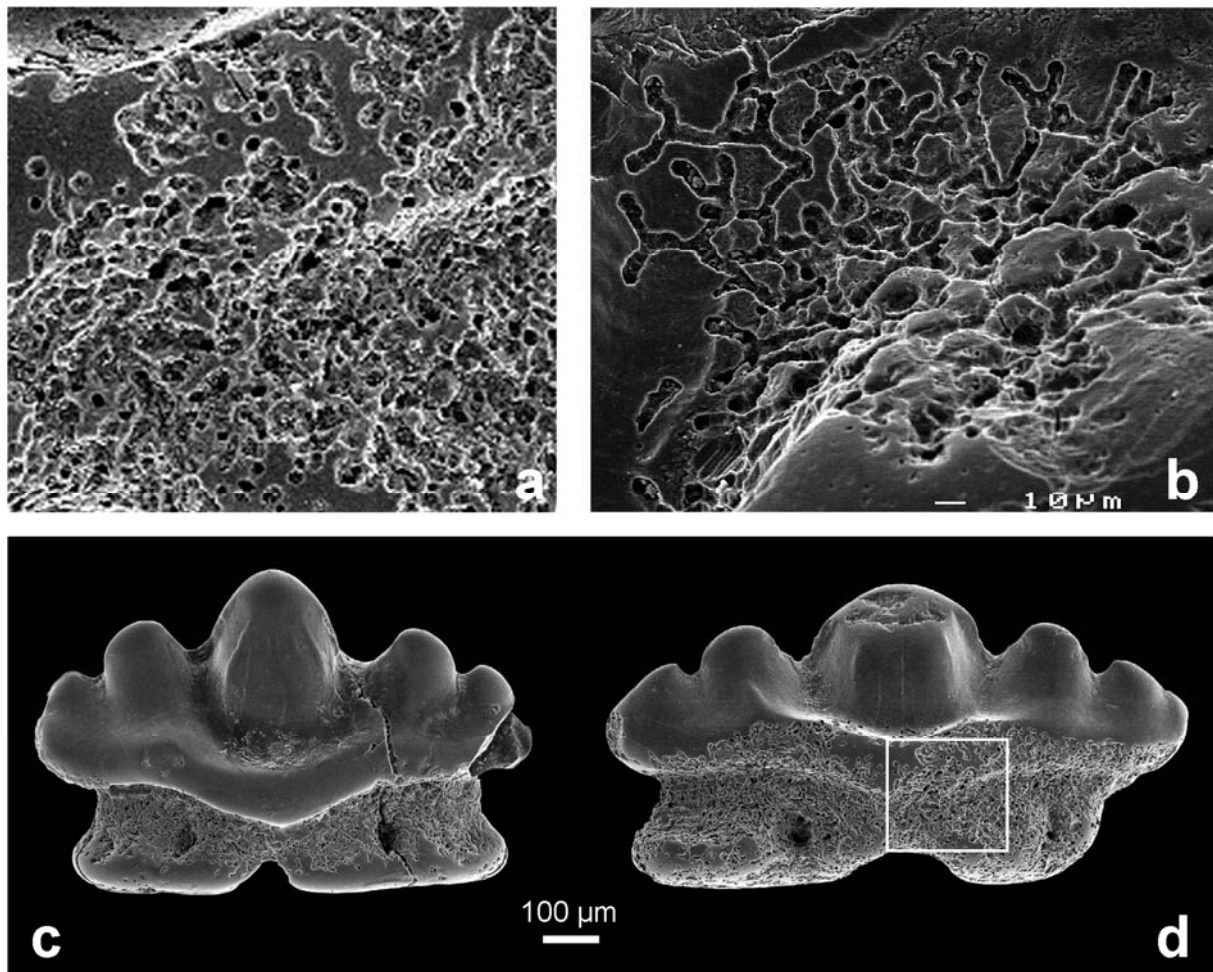
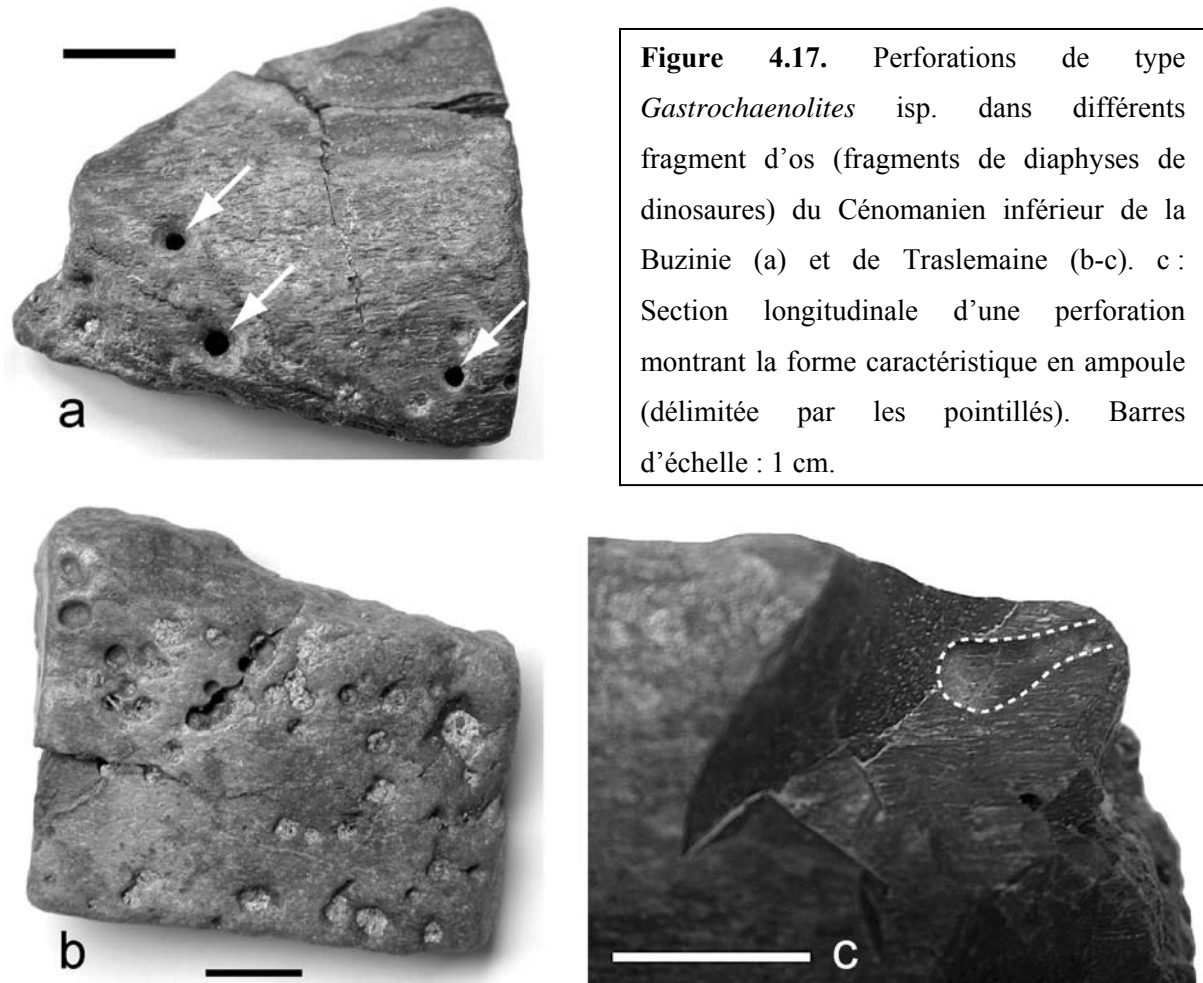


Figure 4.13. Différents types de micro-perforations des dents. a, c-d : *Mycelites ossifragus* sur une dent (racine et couronne) de *Engolismaia* (Traslemaine). Les micro-perforations (a) débutent généralement par la racine (c) et se propagent par la suite au niveau de la couronne (d) (le cadre en d correspond à la photographie a); b : *Abeliella riccioides* sur une dent (racine) de *Hamrabatis* (Montagan).

Macro-perforations

Les os pluricentimétriques présentent parfois, dans certains gisements (Fouras-Vauban-1, Traslemaine, la Buzinie), des perforations circulaires en surface. Celles-ci correspondent en fait à l'ouverture de cavités en forme d'ampoule creusées à l'intérieur de l'os par des mollusques lamellibranches foreurs (Pholadidae). De telles traces fossiles sont connues sous le nom de *Gastrochaenolites*. Cet ichnogenre a notamment été décrit dans des os et des coprolites du Maastrichtien-Eocène du Mali (Tapanila *et al.*, 2004). L'observation de *Gastrochaenolites* dans des os cénomaniens constitue la plus ancienne à ce jour. Par ailleurs, ces traces ont également été décrites dans les faciès transgressifs (grès peu consolidés) du Cénomaniens de Bohême (Mikuláš *et al.*, 2003). La présence de ces perforations constitue un

indice important quant à l'estimation du taux de sédimentation (faible) et le temps de persistance sur le fond avant l'enfouissement (long). Tapanila *et al.* (2004) ont estimé, à partir de perforations du même type mais de plus grande taille, une durée de vie des organismes foreurs n'excédant pas deux à trois ans. Par extrapolation, les perforations observées dans le Cénomaniens charentais, inférieures à 1 cm, semblent indiquer une période plus courte (1 à 2 ans?).



Intempérisation (« weathering »)

Ce terme regroupe toutes les altérations et dégradations physico-chimiques subies *in situ* par les os. Ces modifications surviennent à l'air libre (précipitations, exposition au soleil, amplitude thermique, etc.) ou en milieu sub-aérien (acide humique présent dans le sol) se

caractérisent en général par l'apparition de craquelures et par une desquamation progressive du cortex osseux (Behrensmeyer, 1978).

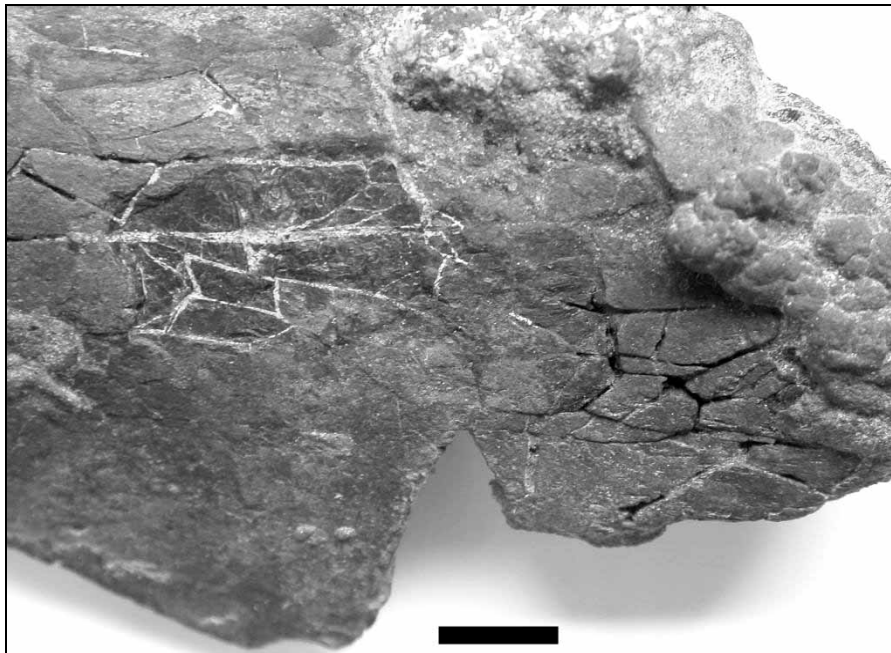


Figure 4.15. Altération d'un os (surface externe d'une diaphyse de dinosaure) due au phénomène d'intempérisation (« weathering »), montrant des craquelures en mosaïque. Barre d'échelle : 1 cm.

Behrensmeyer (1978) a décrit à partir d'os de mammifères actuels deux types de dégradation : l'une aboutissant à un écaillage, l'autre à des craquelures en mosaïque. Quelques os du gisement de Fouras Bois-Vert présentent ce second type de « weathering » (Fig. 4.15). Les causes physico-chimiques et l'interprétation environnementale de telles craquelures n'ont pas pu être élucidées par Behrensmeyer (1978).

4.3. Genèse des concentrations et contexte séquentiel

Condensation et « time-averaging »

Les riches assemblages de vertébrés étudiés se présentent généralement sous forme de concentrations locales, comprises au sein de bancs de faible épaisseur. De plus, la position stratigraphique de ces niveaux particuliers est presque toujours associée à des discontinuités (cf. Rogers & Kidwell, 2000) (Fig. 4.16). Cela pose donc la question de savoir dans quelle

mesure leur formation est liée au moment séquentiel, et d'évaluer l'importance de la condensation dans la genèse des concentrations de restes squelettiques.

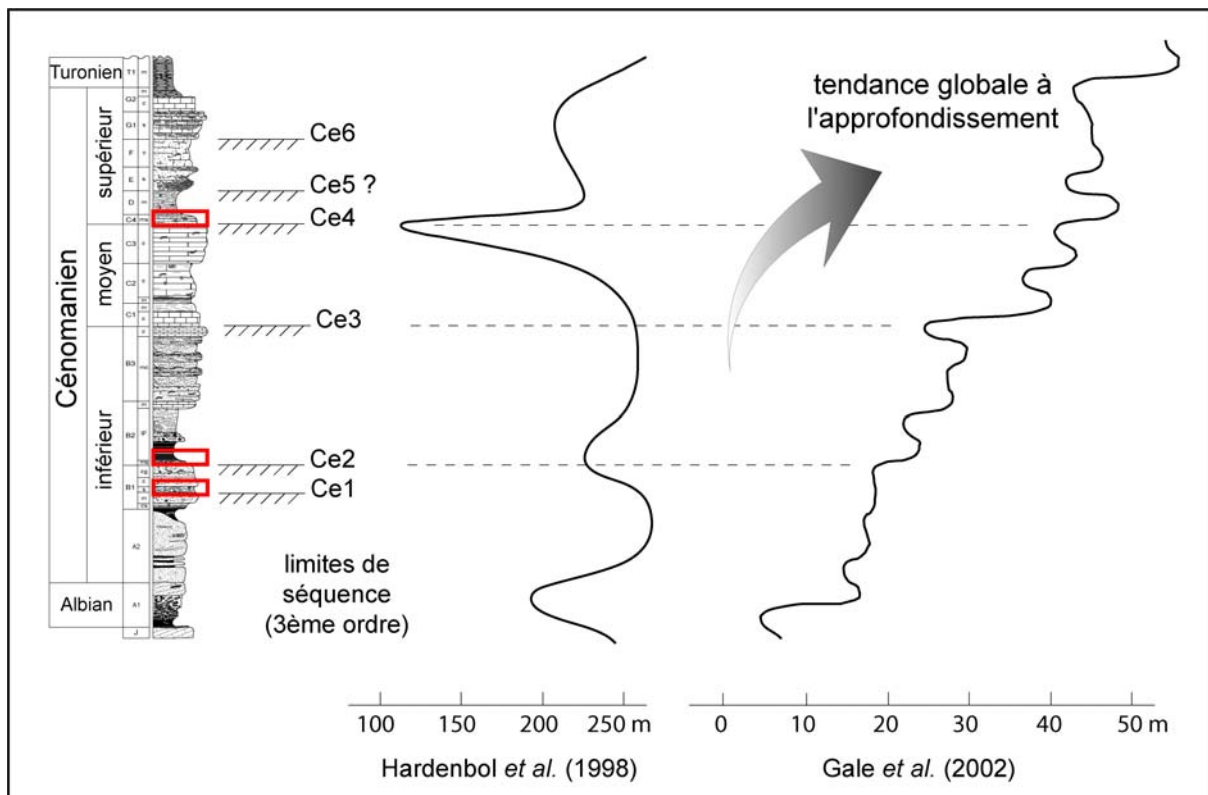


Figure 4.16. Position stratigraphique des principales concentrations de restes de vertébrés liées à une discontinuité (au-dessus des limites de séquence Ce1, Ce2 et Ce4), en relation avec les variations eustatiques.

Dans un article de synthèse portant sur les problèmes de « time-averaging » dans l'enregistrement fossile en milieu marin, Kidwell (1998) a redéfini les quatre types d'assemblages reconnus et définis en fonction de ce paramètre :

- « *census assemblages* » ou « snapshot » (« photo instantanée »), représentant une véritable paléocommunauté (absence de toute condensation et d'allochtonie) ;
- « *within-habitat time-averaged assemblages* ». Il s'agit d'un assemblage produit par la somme de différentes communautés qui se sont succédées dans le temps, mais au sein d'un environnement relativement stable. L'assemblage est donc principalement composé d'organismes semblables du point de vue écologique (excepté le rôle joué par l'allochtonie restreinte) ;
- « *environmentally condensed assemblages* ». Il s'agit d'un assemblage produit par la somme de différentes communautés qui se sont succédées dans le temps, au cours

d'une période de changements environnementaux. L'assemblage est donc hétérogène du point de vue écologique, avec des formes caractéristiques de biotopes bien distincts.

- « *biostratigraphically condensed assemblages* ». Il s'agit d'un assemblage produit par la somme de différentes communautés qui se sont succédées au cours d'une période relativement longue à l'échelle géologique. Des espèces de différentes chronozones ou biozones se retrouvent mélangées au sein d'un même horizon ou ensemble de couches. De tels assemblages sont également le plus souvent condensés d'un point de vue environnemental.

Par définition, le terme anglo-saxon « time-averaging » (cumul et mélange d'intervalles temporels) diffère sensiblement du terme condensation (caractérisant une couche ou une série de faible épaisseur dont la sédimentation s'est opérée pendant une longue durée). Dans les deux cas, ces processus entraînent la présence simultanée d'organismes ayant vécu à différentes périodes, et parfois dans un milieu de dépôt ayant fluctué durant l'intervalle temporel considéré. Les causes du « time-averaging » sont en général multiples, d'origine biologique (bioturbation), sédimentologique (faibles taux de sédimentation, érosion, remaniement, transport) et/ou diagénétique (compaction, dissolution) (Fürsich & Aberhan, 1990). Ces derniers ont illustré la formation des « time-averaged » bone-beds du Trias (Muschelkalk/Keuper) d'Allemagne, dans laquelle interviennent à la fois un brassage temporel et un mélange environnemental (Fig. 4.17). Ils ont montré que l'analyse des paléocommunautés est ainsi rendue difficile. En effet, la taphocénose obtenue est au final composée de plusieurs thanatocénoses originelles dont la composition taxonomique, la richesse et la diversité (« evenness ») sont devenues pratiquement indiscernables.

Les principaux types de concentrations

La Figure 4.18 représente les différents types de concentration reconnus par Kidwell (1991, 1993). Leurs caractéristiques sont présentées ci-dessous. Cette classification rejoint en partie celle proposée par Kidwell (1998) et basée sur le « time averaging » (voir plus haut).

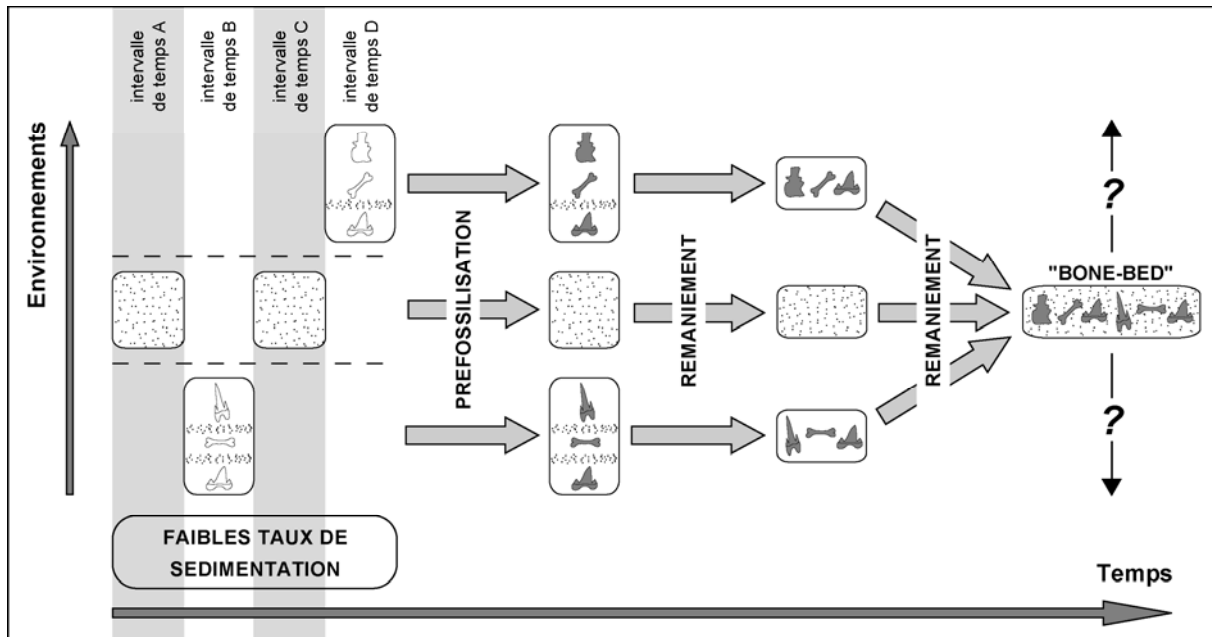


Figure 4.17. Schéma illustrant le « time-averaging » des bone-beds (exemple du Trias d'Allemagne). L'assemblage final obtenu a ainsi subi une condensation à la fois temporelle et environnementale (d'après Fürsich & Aberhan, 1990).

Concentration par érosion-exhumation

Un premier groupe rassemble les niveaux argilo-sableux et graveleux des Renardières, (B1), de Fouras-Vauban 1, de Traslemaine et de la Buzinie (B2). Il s'agit de niveaux fortement condensés, formant des conglomérats lenticulaires situés en général juste au-dessus d'une limite de séquence (limites Ce1 et Ce2 *sensu* Néraudeau *et al.*, 1997). Ces taphocénoses, composées de microrestes très concentrés (maximum observé = 70 restes /kg), de préservation et de taille variables (infra-millimétriques à quelques cm), sont caractérisées par une granulométrie hétérogène ainsi que par un fort taux d'allochtonie se traduisant par la présence d'organismes ayant peuplé des milieux plus ou moins éloignés du milieu de dépôt.

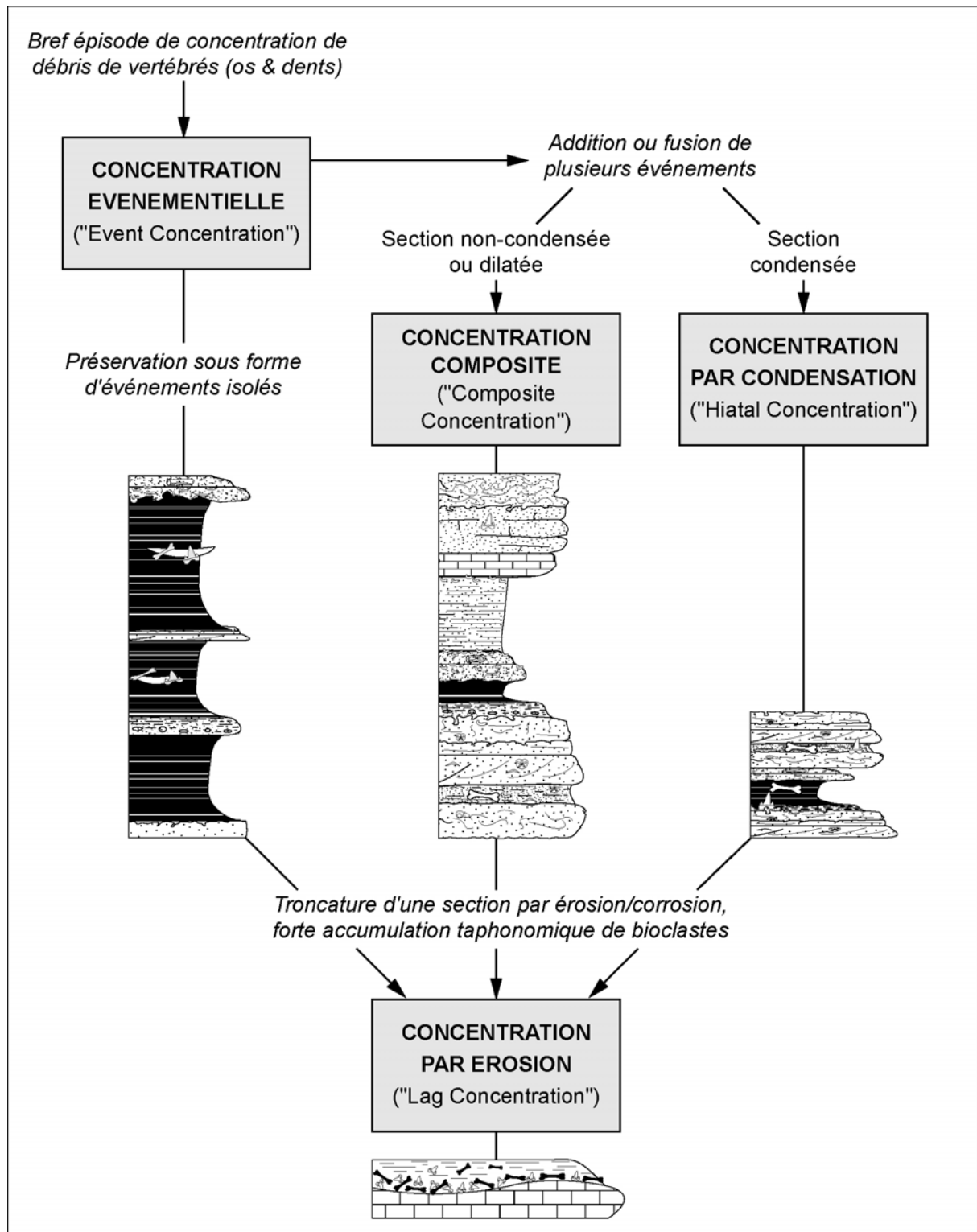


Figure 4.18. Formation des différents types de concentration d'éléments squelettiques (d'après Kidwell, 1991, 1993).

Outre ce mélange de faunes contemporaines, la condensation, qui se traduit par une baisse de la résolution temporelle et environnementale de l'intervalle considéré (Kidwell, 1993 ; Brett, 1995), joue également un rôle important dans l'hétérogénéité de l'assemblage.

Dans le cas des gisements charentais, la présence simultanée d'éléments d'âges différents (de l'ordre de quelques dizaines ou centaines de milliers d'années) est cependant difficilement décelable car la plupart des taxons ont une répartition stratigraphique assez large dans le Cénomaniens des Charentes. De plus, la fragmentation, l'altération et l'abrasion dues à un quelconque remaniement se confondent avec les diverses dégradations causées lors d'un transport. En revanche, l'exhumation par érosion d'éléments résistants et leur concentration sur une discontinuité peuvent être mises en évidence lorsque le niveau tronqué correspond lui-même au niveau-source (Rogers & Kidwell, 2000). Ce phénomène pourrait expliquer la présence à Fouras-Vauban d'articles de crinoïdes (*Pentacrinus cenomanensis*), probablement remaniés du niveau sous-jacent B1cg dans lequel ils se trouvent dispersés. Cependant, les restes d'invertébrés peuvent être très abondants (huîtres à Traslemaine, radioles de cidaridés à la Buzinie), suggérant ainsi une mise en place des peuplements contemporaine du dépôt des vertébrés. Pour de tels niveaux, l'action combinée du ravinement, de l'érosion et de la condensation, ainsi qu'une allochtonie contemporaine du dépôt, sont donc à l'origine de ces taphofaciès, aussi hétérogènes biostratigraphiquement qu'écologiquement. Enfin, il faut signaler l'existence d'une accumulation lenticulaire formée dans les mêmes conditions dans la partie supérieure de l'unité B1cg (gisement de Fouras-Cadoret, situé au nord de la presqu'île de Fouras), juste sous la limite Ce2. Cet assemblage est constitué de galets phosphatés et d'éléments osseux très roulés pour la plupart non identifiables, auxquels s'ajoutent quelques rares dents de poissons assez bien conservées. La plupart de ces restes ont dû être déposés au moment de l'intervalle transgressif de la base de B2, puis mêlés suite à une intense bioturbation aux sédiments encore meubles de B1. Les graviers et sables argileux de la base de B2 (B2ms) contenant les restes de vertébrés à Fouras-Vauban, gisement pourtant situé à quelques centaines de mètres, sont ici absents. Ce conglomérat a dû être totalement érodé à Fouras-Cadoret, où seuls quelques restes « injectés » au sein de la barre calcaire sous-jacente par la bioturbation (*Thalassinoides*) ont été préservés.

Concentration par condensation

Ce type de taphofaciès, également lié à une discontinuité stratigraphique, a été rencontré dans les gisements de Font-de-Benon, de Cadeuil (B1), de Fouras-Vauban 2-5, de Montagan (B2) et de l'Ile Madame (C4). L'intervalle fossilifère est plus ou moins riche en restes de vertébrés selon le degré de condensation. A l'Ile Madame, les divers éléments sont beaucoup moins concentrés que dans le cas précédent. En effet, la condensation est beaucoup moins importante et le taux net de sédimentation, pourtant relativement faible comme le

montre l'intensité de la bioturbation, a été suffisant pour maintenir les restes éparpillés dans la couche. La bonne conservation générale de tous les restes de vertébrés indique un remaniement faible ou absent et une allochtonie restreinte limitée. De plus, la présence d'éléments d'assez grande taille (dentures de pycnodontes) semble indiquer l'absence de tri. La taphocénose doit donc être assez représentative de la paléobiocénose originelle ayant vécu dans le milieu de dépôt. L'allochtonie restreinte semble surtout concerner des éléments flottés (cuticules, bois ou coquilles de nautilus) ramenés par les courants et piégés dans une zone assez confinée. Les niveaux silico- et bioclastiques du Cénomaniens inférieur (Font-de-Benon, Fouras-Vauban 2-5, Montagan) montrent en revanche d'importantes concentrations de microrestes de vertébrés. Le taux de sédimentation y est plus faible, et un tri granulométrique a entraîné localement la concentration de très nombreux restes millimétriques. De plus, il s'agit là d'environnements de dépôts plus proximaux, la faune étant de ce fait plus diversifiée avec notamment l'apport de formes terrestres.

Concentration composite

Ce type de niveau renferme des restes de vertébrés plus ou moins fréquents et dispersés au sein de la section. Ainsi, l'absence de condensation importante masquera toute éventuelle concentration d'origine *in vivo* (peuplements caractérisés par une forte densité d'individus). C'est le cas des argiles tégulines de l'Angoumois (unité D de l'Amas et Le Mas), dans lesquelles les dents et les galets phosphatés (dérivés de coprolites), pourtant relativement communs, sont disséminés. Une légère baisse de la sédimentation argileuse peut cependant expliquer la sensible augmentation de la concentration de ces restes observée dans les quelques décimètres sommitaux de l'unité D. Dans les faciès plus distaux du Cénomaniens supérieur, le gisement de Port-des-Barques (unité G) entre aussi dans cette catégorie. Cependant, à l'inverse de l'unité D, le peuplement de vertébrés devait être bien plus faible, ce qui explique la rareté des restes récoltés (quelques dents).

Les trois cas évoqués ci-dessus correspondent à des dépôts allocycliques, inhérents à des phénomènes extérieurs au mécanisme sédimentaire lui-même. Leur occurrence est ici principalement régie par les variations eustatiques (transgression-régression).

Concentration événementielle

Ce genre d'assemblage diffère des précédents par le caractère événementiel du dépôt. Ces accumulations peuvent être d'origine biogénique ou hydraulique (Kidwell, 1993). L'accumulation lenticulaire de Fouras-Bois Vert, située stratigraphiquement au sein des

argiles homogènes et laminées de B2, se classe dans cette dernière catégorie. En effet, les différentes observations sédimentologiques et taphonomiques convergent vers la même interprétation : dans un contexte régressif, des macrorestes se sont accumulés dans des chenaux d'estuaire ou de vallée incisée, suite à une forte décharge hydrique (crue). Par opposition aux dépôts allocycliques, il s'agit là d'un processus autocyclique de dépôt (l'origine du dépôt se trouve dans le mécanisme sédimentaire lui-même), quasi-instantané à l'échelle des temps géologiques. Si la résolution temporelle de telles concentrations est souvent élevée, le taux d'allochtonie est en revanche assez variable. Il dépend de la présence éventuelle de sources préexistantes ainsi que des apports venant de l'amont. Dans le cas présent, l'état de conservation des différents éléments est relativement homogène. Les os de dinosaures proviennent certainement d'une zone très proche du milieu de dépôt. Les os, craquelés, constituaient une partie de la thanatocénose sub-contemporaine du dépôt présente alors en bordure d'estuaire. Ils ont été repris, fragmentés, puis triés lors d'une crue et mêlés aux restes d'organismes amphibies et aquatiques. Il ne s'agit donc que d'une allochtonie très restreinte. Ce taphofaciès donne ainsi une image fidèle mais très incomplète, en raison du tri, de la paléobiocénose occupant alors la plaine côtière. A titre de comparaison, ce type d'événement est décrit en détail dans une étude sédimentologique portant sur la formation "Judith River" (Campanien) (Eberth, 1990), ou bien encore dans l'analyse taphonomique des gisements à dinosaures du Crétacé supérieur d'Espagne (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2000) ou du Nouveau-Mexique (Hunt, 1991).

Tableau 4.2. Terminologie et caractéristiques des différents types de concentration rencontrés dans le Cénomaniens des Charentes.

Type de concentration	Position séquentielle	Taphofaciès	Gisement(s) et niveau(x)
Concentration événementielle	début de paraséquence ; cortège transgressif (niveau situé sur une discontinuité mineure)	Eléments triés (mésorestes), cassures fraîches, transport restreint, assemblage sub-autochtone	Fouras Bois-Vert (B2)
Concentration composite	Quelconque	Pas de tri, bonne préservation, pas de transport, assemblage autochtone	l'Amas, le Mas (D), Port-des-Barques (G)
Concentration par condensation	Début de séquence ou paraséquence ; cortège transgressif (niveau situé sur une limite de séquence ou une discontinuité mineure)	Eléments triés (microrestes) ou non (Ile Madame), préservation bonne à moyenne, transport absent ou restreint, assemblage autochtone contenant quelques éléments allochtones	Font-de-Benon, Cadeuil (B1), Fouras-Vauban 2-5, Montagan (B2), Ile Madame (C4)
Concentration par érosion	Début de séquence ; cortège transgressif (niveau situé sur une limite de séquence)	Pas de tri, préservation très variable, transport absent ou restreint, assemblage autochtone contenant de nombreux éléments allochtones	les Renardières (B1), Fouras-Vauban 1, Traslemaine, la Buzinie (B2)

La variété de lithofaciès et de taphofaciès (récapitulés dans le Tableau 4.2) mise en évidence dans le Cénomanien des Charentes illustre la diversité des facteurs abiotiques (condensation, transport, remaniement, pièges sédimentaires, crue...) intervenant généralement, à différents degrés, dans la formation et la composition des assemblages de vertébrés.

4.4. Actuo-taphonomie : recherche de restes de vertébrés dans les sédiments actuels de l’Ile de Bimini (Bahamas).

Problématique

Les conditions de formation des niveaux riches en (micro)restes de vertébrés demeurent généralement difficiles à comprendre et à interpréter, notamment en milieu paralique. En effet, de nombreux paramètres (biotiques et abiotiques) restent souvent impossibles à évaluer avec précision. Le Cénomanien des Charentes présente divers types d’accumulations variant par l’environnement de dépôt, le lithofaciès, le biofaciès ou encore le taphofaciès. Il a paru ainsi nécessaire de tenter de découvrir et d’observer de telles accumulations en cours de formation dans des sédiments actuels. Pour cela, il a donc fallu choisir un cadre d’étude réunissant des conditions écologiques analogues à celles rencontrées ou supposées pour les niveaux cénomaniens évoqués ci-dessus : un environnement marin paralique, peu profond, aux sous-habitats variés, bordé par une forêt côtière (mangrove) et peuplé par une riche faune, en particulier des sélaciens. Le choix s’est porté sur l’Ile de Bimini, aux Bahamas, laquelle regroupe toutes ces caractéristiques. De plus, elle constitue depuis environ deux siècles une zone de nurserie pour les requins citrons. Différentes classes d’âges de cette espèce fréquentent cette île de manière régulière et spatialement bien définie, ce qui permet d’intégrer un paramètre supplémentaire (structure et dynamique de la population) dans notre problématique. Les différents points devant être testés et évalués sont les suivants :

- *Relation taux d’accumulation/milieu* : l’objectif est d’établir une éventuelle relation entre l’importance de la concentration et les différents paramètres abiotiques et biotiques du milieu dans lequel a été réalisé le prélèvement.

- *Distribution des classes d'âges* : la distribution spatiale des différentes classes d'âges d'une espèce particulière étant bien connue, il s'agit de vérifier si le même pattern de distribution se retrouve au niveau de la thanatocénose présente dans les sédiments.

- *Fidélité thanatocénose/biocénose* : il s'agit d'évaluer le taux de fidélité entre la biodiversité reconnue au sein de la thanatocénose et celle correspondant à l'ensemble de la biocénose de Bimini. Cette valeur peut être considérée à différents niveaux taxonomiques. L'identification de restes isolés étant généralement impossible au niveau spécifique, ce taux sera préférentiellement exprimé au niveau générique ou ordinal.

Historique

Afin de mieux comprendre certains processus de formation d'assemblages remarquables, de nombreux paléontologues ont entrepris des études actuo-taphonomiques. Ils ont ainsi mis en place des protocoles d'expérimentation permettant d'observer et de suivre l'évolution de certaines carcasses préalablement repérées ou mises en place au sein d'environnements sédimentaires particuliers. Si la plupart de ces travaux concernent le domaine continental, et notamment en contexte fluvatile (Weigelt, 1989 ; Hanson, 1980 ; Aslan & Behrensmeyer, 1996), la même approche en milieu marin se résume au suivi de la dislocation de deux carcasses de tortues marines dans un lagon des Seychelles (Meyer, 1991).

Un autre type d'étude consiste à rechercher les restes d'un groupe bien précis, et d'analyser leur composition et leur distribution au sein d'une thanatocénose. Le site choisi pour ce genre d'étude correspond généralement à un des biotopes caractéristiques du groupe taxonomique en question. Bien qu'ayant souvent été effectuée pour divers groupes d'invertébrés (mollusques : Bosence, 1979 ; Cumins *et al.*, 1986 ; Henderson & Frey, 1986 ; Miller, 1988 ; Staff & Powell, 1990 ; échinodermes : Greenstein, 1989 ; Llewellyn & Messing, 1993), l'étude de la distribution et des variations taphonomiques des restes de vertébrés dans les sédiments d'un écosystème où ils abondent n'a jamais été réalisée.

Cadre géographique et environnemental de l'étude actuo-taphonomique

L'Ile de Bimini (25°N ; 79°W) correspond à l'île de l'archipel des Bahamas située la plus à l'ouest, sur la bordure occidentale du « Great Bahama Bank », à environ une centaine de kilomètres au large de Miami (Floride). Cette petite île calcaire (23,3 km² ; environ 11 km dans sa plus grande dimension, N-S) de la plate-forme oolithique bahaméenne est en fait

composée d'un ensemble d'îlots délimitant une lagune interne très peu profonde (de quelques cm à 1,8 m selon la marée et la zone considérée) d'une trentaine de km², nettement soumise à l'influence tidale, et ouverte sur le large dans la partie sud-est de Bimini (Fig. 4.19). Cette lagune présente un fond sableux, stabilisé par des herbiers à *Thalassia testudinum* et *Syringodium filiforme*. La faune benthique d'invertébrés a été désignée par Newell *et al.* (1959) sous le terme de « *Strombus costatus* community ». La température moyenne de ces eaux très peu profondes varie de 22 à 31°C.

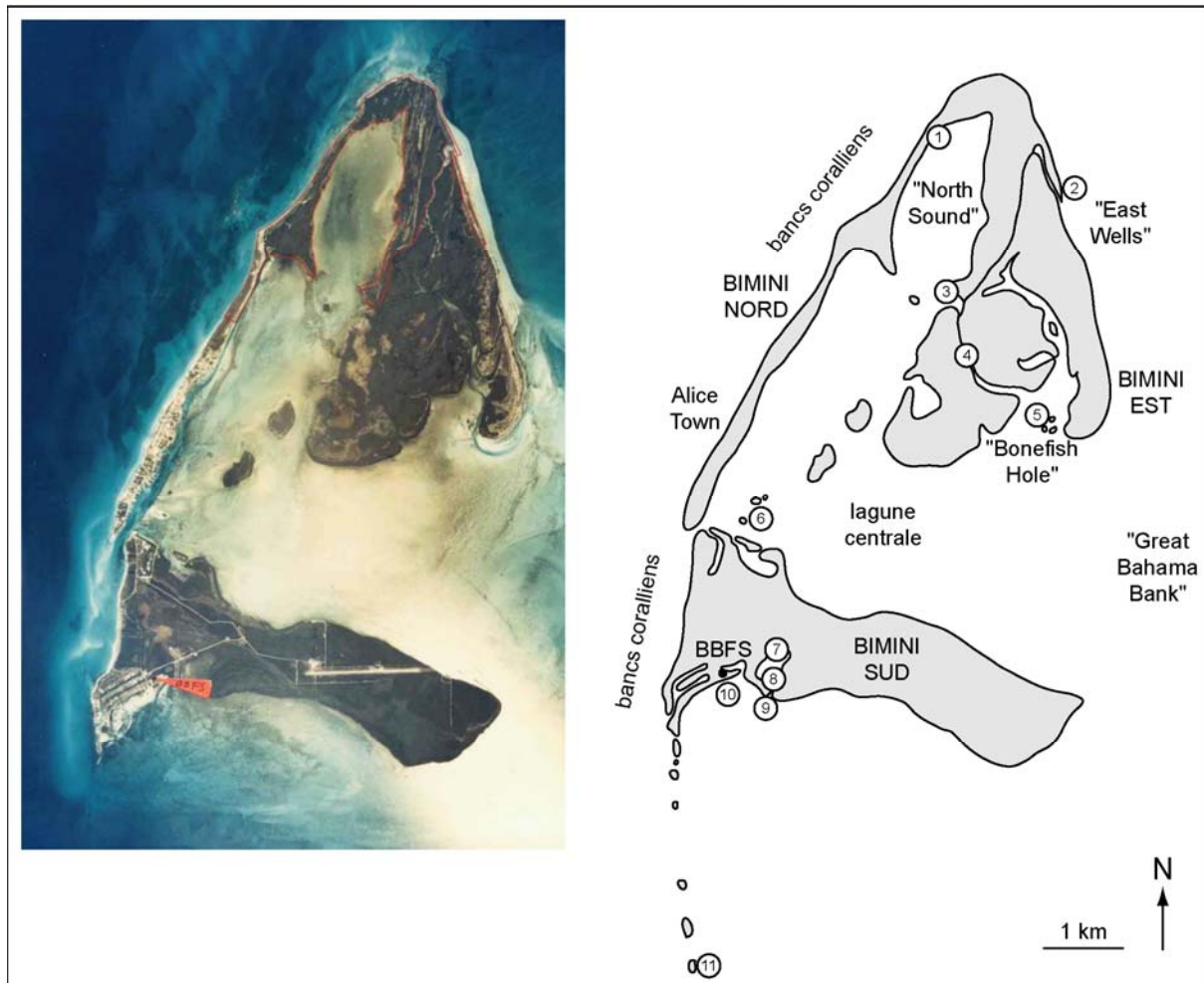


Figure 4.19. Photo satellite et carte de l'Île de Bimini (Bahamas). La localisation des 11 sites de prélèvement est indiquée.

Cette zone lagunaire centrale est bordée de mangroves à *Avicennia*, lagunes secondaires semi-fermées (« North Sound » sur Bimini Nord ; « Duck Pond » sur Bimini Sud), chenaux tidaux (« Smuggler Pass » et « Bonefish Hole » sur Bimini Est). Enfin, des bancs coralliens sont présents sur la marge ouest de l'île. Des descriptions géologiques et écologiques détaillées de Bimini sont données dans les travaux de Newell & Imbrie (1955),

Voss & Voss (1960) et Jacobsen (1987). L'anthropisation du milieu est très limitée, si ce n'est la mince bande de terre située à l'ouest et abritant le petit village d'Alice Town (1500 habitants). Outre la mosaïque de biotopes marins et paraliques offerte dans une zone si restreinte (Fig. 4.21), l'intérêt suscité par Bimini pour une telle étude provient du fait qu'une abondante faune de sélaciens est présente dans ces environnements. Cette île sub-tropicale semble donc constituer un bon analogue actuel de certains paléoenvironnements du Cénomaniens charentais, tant d'un point de vue sédimentologique que par ses caractéristiques faunistiques.

La faune de sélaciens de Bimini et sa particularité écologique

Au sein de la riche faune ichthyologique de Bimini (plus de 200 espèces), les sélaciens sont relativement bien représentés avec près d'un vingtain d'espèces recensées. Parmi elles, deux espèces de requins et deux de raies sont particulièrement abondantes dans les zones peu profondes, les herbiers et les mangroves de la lagune centrale et du pourtour de l'île. Il s'agit du requin citron (*Negaprion brevirostris*) et du requin nourrice (*Ginglymostoma cirratum*) d'une part, et de la pastenague américaine (*Dasyatis americana*) et de la raie léopard (*Aetobatus narinari*) d'autre part (Fig. 4.20). La population de requins citrons de cette zone géographique possède un cycle de reproduction et de développement étroitement lié à l'île de Bimini depuis plus de deux siècles. Chaque printemps (mai-juin), les individus matures viennent s'y reproduire, et les femelles mettent bas dans les « aires de nurseries » (North Sound) très peu profondes (quelques décimètres) et encerclées par la mangrove. Les juvéniles se développent dans ces zones « refuges » durant leurs 3-4 premières années, à l'abri des prédateurs, avant de gagner la lagune centrale à l'âge sub-adulte (4-12 ans) (Gruber *et al.*, 1988). On compte environ une centaine de naissances par an, et le taux de mortalité au bout de un an atteint 60% (Gruber, comm. pers., 2004). Outre l'abondance de certaines autres espèces de sélaciens, la forte concentration de requins citrons, ainsi que la structuration spatiale de la population de Bimini constituent donc un excellent modèle naturel afin de tester les modalités de dispersion et de concentration des différents restes, notamment les éléments tels que les dents.

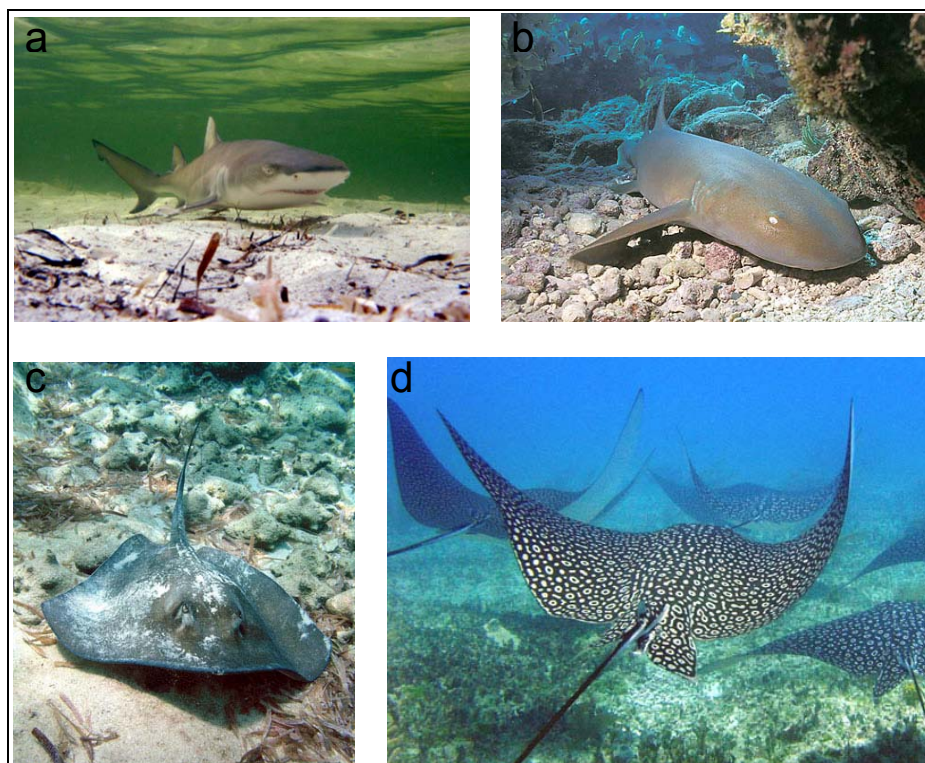


Figure 4.20. Principales espèces de sélaciens de l’île de Bimini. a : requin citron (*Negaprion brevirostris*) ; b : requin nourrice (*Ginglymostoma cirratum*) ; c : pastenague américaine (*Dasyatis americana*) ; d : raie léopard (*Aetobatus narinari*).

Matériel et méthodes

Cette mission s’est déroulée au sein du *Bimini Biological Field Station* (BBFS), laboratoire dirigé par le Dr S. Gruber et voué à la recherche sur les élasmobranches et l’écobiologie de Bimini. Guidé sur le terrain par l’équipe du BBFS, les prélèvements de sédiments ont été réalisés par mes soins de mi-avril à mi-mai 2004. Au total, 11 échantillons de 7 kg chacun ont été récoltés directement à l’aide d’une pelle dans les 10 premiers cm de sédiment, puis ont été tamisés avec deux tamis de 2 et 0,5 mm. La fraction obtenue a été observée à la loupe binoculaire. Pour chaque site de prélèvement (Fig. 4.21), différents paramètres ont été notés et sont indiqués dans le Tableau 4.3. La salinité, constante pour tous les sites, avoisine 40‰.



Figure 4.21. Types d'environnements de l'Île de Bimini et différents sites de prélèvement. a : Back Beach ; b : enclos renfermant les requins citrons juvéniles (Back Beach) (site 10) ; c, d : North Sound (site 3) ; e : Duck Pond (trois requins citrons juvéniles sont visibles) (site 8) ; f : Bonefish Hole (trois raies aigles sont visibles) (site 5) ; g : Smugglers Pass (site 4) ; Turtle Rocks (site 11).

Le choix de la masse de sédiment prélevée pour chaque site a été fixé à 7 kg, car cela correspond à un compromis entre le temps de travail disponible sur place et la quantité minimale permettant la caractérisation d'éventuelles concentrations. En effet, de telles échantillons de sédiments récoltés dans les différents gisements cénomaniens charentais suffisent généralement à mettre en évidence de nettes variations de concentrations, depuis les niveaux totalement dépourvus de restes de vertébrés jusqu'aux couches les plus riches (plusieurs dizaines de restes pour les gisements de Montagan, Fouras-Vauban ou Font-de-Benon).

Tableau 4.3. Données diverses concernant les différents prélèvement de sédiments effectués à Bimini. L'astérisque signifie que le site de prélèvement se situe à l'intérieur ou à proximité immédiate d'une zone de nurserie.

Site	Nom	Coordonnées GPS du prélèvement	Profondeur (cm)	Observations
1*	North Sound beach	25,77136 N 79,26491 W	30	Courant faible ; fond silteux avec pneumatophores ; plage avec palétuviers
2	East Wells	25,75494 N 79,24318 W	80	Courant modéré ; fond de sables fins à moyens ; milieu ouvert
3*	North Sound entry	25,75049 N 79,26338 W	25	Courant faible ; fond silteux, coquillier ; bordure de mangrove clairsemée
4	Smugglers Pass	25,74368 N 79,26092 W	65	Courant faible ; fond vaseux ; zone élargie d'un chenal intra-mangrove
5	Bonefish Hole	25,73270 N 79,24774 W	40	Courant modéré ; fond de sable fins à moyens ; herbier clairsemé ; proximité d'un îlot de palétuviers ; zone d'embouchure des chenaux fréquentée par de nombreuses raies
6	Pine Cay	25,72215 N 79,29317 W	55	Courant modéré ; fond sables de fins à moyens ; herbier clairsemé ; proximité d'un îlot de palétuviers
7*	North Duck Pond	25,70296 N 79,28916 W	50	Courant faible ; fond silteux ; herbier dense ; bordure de mangrove
8*	Duck Pond entry (côté interne)	25,69959 N 79,29108 W	30	Courant fort ; fond de sables moyens à grossiers ; banc coquillier colonisé par de petits palétuviers
9*	Duck Pond entry (côté externe)	25,69808 N 79,29147 W	40	Courant fort ; fond de sables moyens à grossiers ; banc coquillier colonisé par <i>Thalassia</i> et éponges
10*	Back Beach	25,69942 N 79,29508 W	30	Courant faible à modéré ; fond de sables fins à moyens ; prélèvement à l'intérieur d'un enclos renfermant des requins citrons juvéniles
11	Turtle Rocks	25,40047 N 79,28371 W	20	Courant modéré ; sables moyens coquilliers comblant les interstices situés entre les rochers de la zone intertidale

Résultats

Dans la limite des quantités de sédiment échantillonnées, aucun reste de vertébrés n'a pu être décelé.

Discussion

Le fait de ne pas avoir retrouvé de reste de vertébrés dans l'ensemble des prélèvements peut être dû à différents facteurs, dont le rôle respectif est discuté ci-dessous.

- *le taux de sédimentation* : la production carbonatée est importante sur la plate-forme bahaméenne (micrite, oolithes, pellets, bioclastes), particulièrement dans les zones d'herbiers à *Thalassia* et dans les racines des palétuviers situés à proximité (Gischler, 2003 ; Welle *et al.*, 2004). Ces environnements très peu profonds et de basse énergie constituent un véritable piège à sédiment, tendant même vers l'émersion par comblement et favorisant la progression de la mangrove. Pour ce type d'environnements, sur l'île d'Abaco (Bahamas), Neuman & Land (1975) ont estimé un taux minimum de sédimentation de 120 mm/10³ ans, et Rasmussen (1989) donne une fourchette allant de 210 à 360 mm/10³ ans (moyenne de 240 mm/10³ ans). A l'échelle de la partie nord du Great Bahama Bank, Boss (1994) donne des taux de sédimentation variant de 100 à 400 mm/10³ ans. Cependant, ces valeurs ne sont pas très importantes en comparaison avec les taux de sédimentation compilés par Gischler (2003) et concernant d'autres bassins de plates-formes isolées (jusqu'à 1,25 m/10³ ans), ou encore par rapport aux mangroves situées en domaine estuarien (jusqu'à 2,4 m/10³ ans) (Jennerjahn & Ittekkot, 2002).

- *la densité de peuplement* : Le peuplement ichtyologique de Bimini présente une densité particulièrement élevée. En effet, cette île de superficie réduite sert de zone de reproduction, de développement ou de prédation à de nombreuses espèces. La concentration en sélaciens étant exceptionnelle, l'hypothèse d'une pauvreté « à la source », c'est à dire un déficit de restes produits, peut être écartée.

- *Le vannage* : dans les sites où les courants de marée sont les plus marqués, notamment au niveau de la passe de « Duck Pond » (sites 8 et 9), ou encore dans les milieux plus ouverts (Turtle Rocks, site 11), un tri granulométrique s'opère avec l'évacuation des éléments les plus fins. Le sédiment y est principalement constitué de bioclastes (algues calcaires : *Halimeda* et *Penicillus*, foraminifères : *Sorites*, gastéropodes, lamellibranches, échinodermes). Dans de tels sites de prélèvement, il se peut que les plus petites dents aient été

transportées dans des zones plus calmes. En revanche, cette hypothèse ne peut être retenue pour les sites où le courant est pratiquement nul, comme à North Sound et Duck Pond (sites 1 et 7).

• *la non-préservation* : Au sein d'un environnement carbonaté, la moindre source de phosphore (disponible sous forme de phosphate dans le cas présent) est immédiatement ré-exploitée et recyclée, car il constitue un élément nutritif essentiel dans les écosystèmes de type mangrove et le développement de la végétation. Contrairement aux mangroves situées en bordure de continent et principalement alimentées par le réseau hydrographique en éléments nutritifs d'origine terrigène (Lugo *et al.*, 1976 ; Jennerjahn & Ittekkot, 2002), l'écosystème micro-insulaire de Bimini fonctionne quant à lui en « circuit fermé », caractérisé par un très faible apport de sédiments allochtones. La source de phosphate peut donc y constituer un facteur limitant. Underwood *et al.* (1999) ont décrit en détail un phénomène de micro-perforation (ou microbiocorrosion) affectant des dents de poissons du Crétacé, probablement dû à des microorganismes fongiques. Comme l'a proposé Martill (1989), le rôle d'un tel phénomène dans le cycle marin du phosphate est certainement non négligeable. De plus, la micro-perforation paraît d'autant plus intense que le taux de sédimentation est faible (Underwood *et al.*, 1999). Ainsi, du fait d'une faible disponibilité en phosphate alliée à taux de sédimentation relativement réduit, une grande part des restes de vertébrés déposés dans les sédiments de Bimini doivent subir cette dégradation. Malgré tous ces facteurs pouvant intervenir dans la corrosion des restes de vertébrés, le temps nécessaire à la destruction totale d'une dent de petite taille devrait néanmoins permettre de maintenir constamment une certaine quantité de restes dans les dépôts.

Une estimation de la concentration théorique de dents de requins citrons juvéniles dans les sédiments des zones de nurserie peut être établie.

→ Taux de sédimentation : de 100 à 400 mm/10³ ans selon Boss (1994) (moyenne de 240 mm/10³ ans selon Rasmussen (1989)).

→ Aire totale estimée des nurseries de Bimini: environ 10 km².

→ Age des nurseries : environ 200 ans (Gruber, comm. pers., 2004).

→ Volume de sédiment accumulé dans les nurseries depuis deux siècles : de 0,2 à 0,8 million de m³.

→ Nombre de requins citrons juvéniles (0-3 ans) présents chaque année dans les nurseries, intégrant les taux de natalité et de mortalité : environ 150 individus

→ Nombre de dents produites par individu chaque année : 1800 dents [environ 60 rangées dentaires comportant chacune une trentaine de dents sont produites annuellement chez le requin citron ; données de Moss (1967), Boyne (1970) et Compagno (2003)].

→ Nombre de dents produites dans les nurseries depuis deux siècles : environ 50 millions de dents.

Rien que pour les dents de requins citrons juvéniles présents dans les nurseries, la concentration estimée dans les sédiments correspondants est de 60 à 250 dents/m³ (moyenne de 100 dents/m³, soit environ 1 dent pour 10 kg de sédiment).

Cette estimation indique qu'il est effectivement difficile d'espérer trouver des dents dans les échantillons de sédiment prélevés. A cette valeur théorique doivent s'ajouter les différents facteurs (vannage, microbiocorrosion) évoqués plus haut. Cet ordre de grandeur est donc en adéquation avec les résultats obtenus. Cependant, sur les 11 sites analysés, celui de « Back Beach » (site 10) mérite une attention particulière. En effet, le prélèvement a eu lieu à l'intérieur de l'enclos servant à garder pendant quelques semaines les requins citrons juvéniles capturés et destinés aux études écobiologiques du BBFS. Cet enclos de quelques mètres de diamètre est présent depuis huit ans et contient en permanence quatre ou cinq individus. De plus, il est situé dans une zone relativement abritée, ce qui permet de penser que le vannage reste limité. La concentration en dents devrait donc être à cet endroit bien plus élevée, ce qui n'est pourtant pas le cas, avec aucune dent décelée !

Par comparaison, il est intéressant de noter le résultat analogue obtenu par Greenstein (1989). Cette étude a tenté de déceler dans les sédiments superficiels de l'île de Bonaire (Antilles néerlandaises) un horizon enrichi en restes de l'échinide *Diadema antillarum*, suite à la mortalité en masse survenue en 1983 au sein de cette population. Aucun enregistrement de cet événement particulier n'a pu être mis en évidence dans la composition bioclastique du sédiment accumulé dans le récif (biotope des *Diadema*). Greenstein (1989) explique ceci par une homogénéisation du sédiment due à la bioturbation, ainsi que par l'existence d'un transport accumulant les fragments d'échinides au niveau de la base de la pente récifale. A cela s'ajoute la dégradation des éléments désarticulés en particules calcaires non identifiables. Le réarrangement syn-sédimentaire des restes, et l'enrichissement en débris d'échinodermes en contrebas du récif résultent donc d'actions (bio)mécaniques constantes ne permettant pas l'enregistrement dans la thanatocénose d'événements biologiques.

Un cas similaire d'absence apparente de restes de vertébrés a pu être relevé dans le Cénomaniens des Charentes. En effet, la série du gisement de Puy-Puy (commune de Tonnay-Charente) permet l'observation de la base de la sous-unité B1 (Néraudeau *et al.*, 2005), équivalent latéral des « faluns » de Font-de-Benon et de Cadeuil (Vullo *et al.*, 2003). Alors que ce niveau a livré de nombreux restes de vertébrés dans ces deux derniers gisements, les « faluns » de Puy-Puy sont caractérisés par l'extrême abondance des orbitolines, principal constituant du dépôt (plus de 90%), et par l'absence de dent ou débris osseux. Ce faciès carbonaté contraste avec le faciès silico-clastique observé à Font-de-Benon, et rappelle les accumulations de tests et coquilles calcaires constituant les fonds sous-marins de Bimini. Il serait intéressant de réaliser de nouveau l'étude entreprise aux Bahamas, mais dans une zone soumise aux apports terrigènes, en contexte continental (mangroves du Costa-Rica) et non insulaire. A titre de remarque, on peut noter que les faluns cénomaniens sont d'autant plus riches en microrestes de vertébrés qu'ils sont pauvres en grands foraminifères benthiques (orbitolines). Ainsi, le falun de Puy-Puy, dépourvu de vertébrés, est le plus riche en orbitolines (plusieurs dizaines de milliers par kg de sédiment). Les différents faciès de sables coquilliers de Bimini sont également très riches en foraminifères benthiques de forme analogue (discoïde), avec parfois plusieurs centaines de milliers d'individus par kg. Un parallèle peut donc être établi entre la richesse en foraminifères benthiques et la pauvreté en microrestes de vertébrés, mais sans pouvoir préciser, pour le moment, la causalité de ce phénomène.

- V -

Paléoécologie

V - PALEOECOLOGIE

5.1. Introduction

Les assemblages composés principalement de microrestes de vertébrés se révèlent depuis quelques décennies d'une grande utilité dans les reconstitutions paléoécologiques (Estes & Berberian, 1970 ; Brinkman, 1990 ; Brinkman *et al.*, 2004). Ce type de gisement, souvent décrit dans la littérature sous le nom de « *vertebrate microsite* » ou « *microvertebrate site* », offre, souvent en abondance, une grande variété de restes permettant l'identification de plusieurs dizaines de taxons. Malgré la désarticulation et l'état plus ou moins fragmentaire du matériel, des méthodes d'analyses statistiques et taphonomiques ont été mises au point (Blob & Fiorillo, 1996 ; Jamniczky *et al.*, 2003) et sont régulièrement employées afin d'extraire à partir de tels assemblages le maximum de données paléoécologiques (évaluation de la biodiversité ; fréquences relatives ; taux d'allochtonie) (Brinkman *et al.*, 2004). L'application de certaines de ces méthodes aux assemblages du Cénomaniens des Charentes permet d'appréhender la paléoécologie des faunes de vertébrés de cette partie de l'Europe à la transition Crétacé inférieur-Crétacé supérieur.

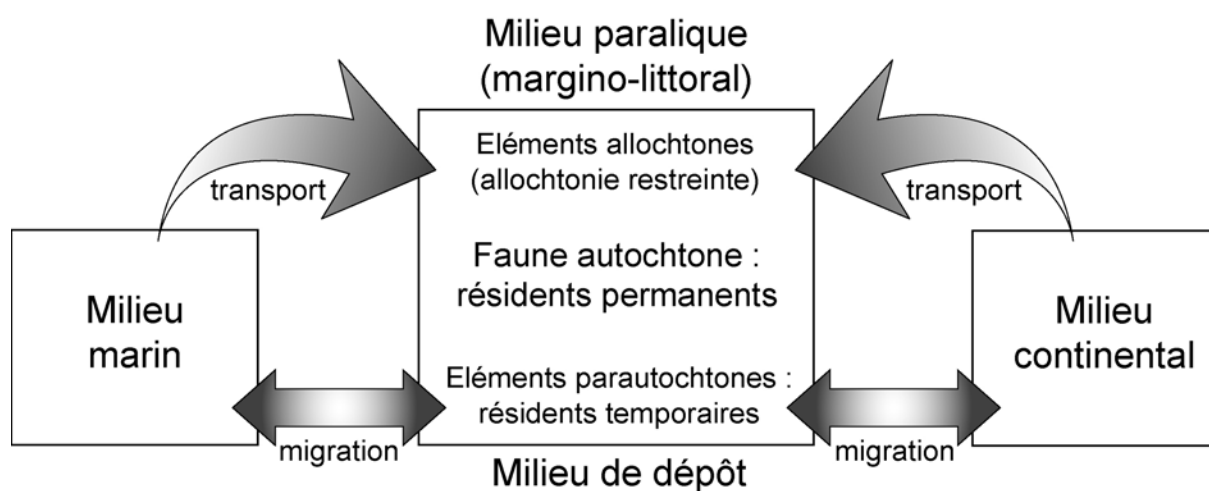


Figure 5.1. Schéma illustrant les différentes origines des restes retrouvés dans le domaine paralique.

A l'amorce de la transgression, l'ensemble des assemblages de vertébrés du Cénomaniens inférieur des Charentes s'est formé en milieu paralique (ou margino-littoral). Ce milieu de transition entre les domaines continental et marin présente plusieurs caractéristiques lui conférant un intérêt particulier quant à la formation de gisements paléontologiques. En

effet, les environnements paraliques sont souvent le lieu d'une activité biologique intense, comme c'est le cas par exemple pour les mangroves en milieu tropical (Guelorget, 1985 ; Hogarth, 1999). Outre la faune autochtone permanente, de nombreux autres organismes occupent de manière plus temporaire cette zone (« migration » et déplacements liés à la recherche de nourriture). De plus, des apports réguliers en provenance des deux pôles voisins, marin et continental, sont dus à la marée, aux tempêtes et aux fleuves (Fig. 5.1). Il s'agit là d'allochthonie restreinte (Gall, 1998). Le milieu paralique joue ainsi un rôle bio-accumulateur en concentrant des restes divers dans les sédiments détritiques.

5.2. Analyse faunique

La succession de niveaux à vertébrés mise en évidence dans le Cénomaniens des Charentes permet de retracer l'évolution et les modifications fauniques qui se sont opérées à l'échelle régionale tout au long de l'étage. Ainsi, des apparitions et des disparitions locales se sont produites principalement sous l'effet des changements environnementaux, eux-mêmes régis par les variations eustatiques.

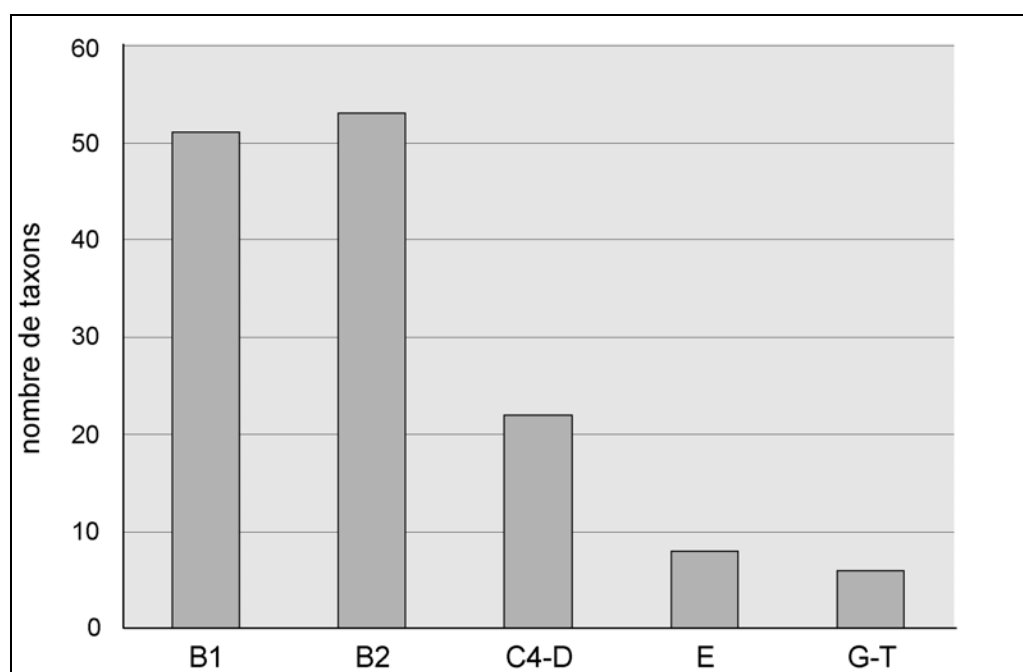


Figure 5.2. Evolution de la biodiversité des vertébrés (nombre d'espèces pour chaque unité stratigraphique) dans le Cénomaniens des Charentes.

Le nombre de taxons reconnus pour chaque unité stratigraphique ayant livré des restes de vertébrés est indiqué par l'histogramme de la Figure 5.2. On constate que cette valeur décroît fortement au cours du Cénomanién (d'une cinquantaine à moins de dix), avec des valeurs maximales relevées pour les deux sous-unités de la partie inférieure de l'étage. Cela peut s'expliquer par un effet de site, les localités à vertébrés étant deux fois plus nombreuses pour le Cénomanién inférieur. Mais cette différence reflète également un effet paléoécologique. En effet, les niveaux paraliques les plus côtiers, soumis aux apports terrigènes et caractérisés par un fort taux d'allochtonie, se concentrent en B1 et B2 (sables de Font-de-Benon et des Renardières, conglomérat de la Buzinie...). Ainsi, l'assemblage 1 de Fouras-Vauban contient à lui seul 43 taxons. En revanche, les quelques niveaux

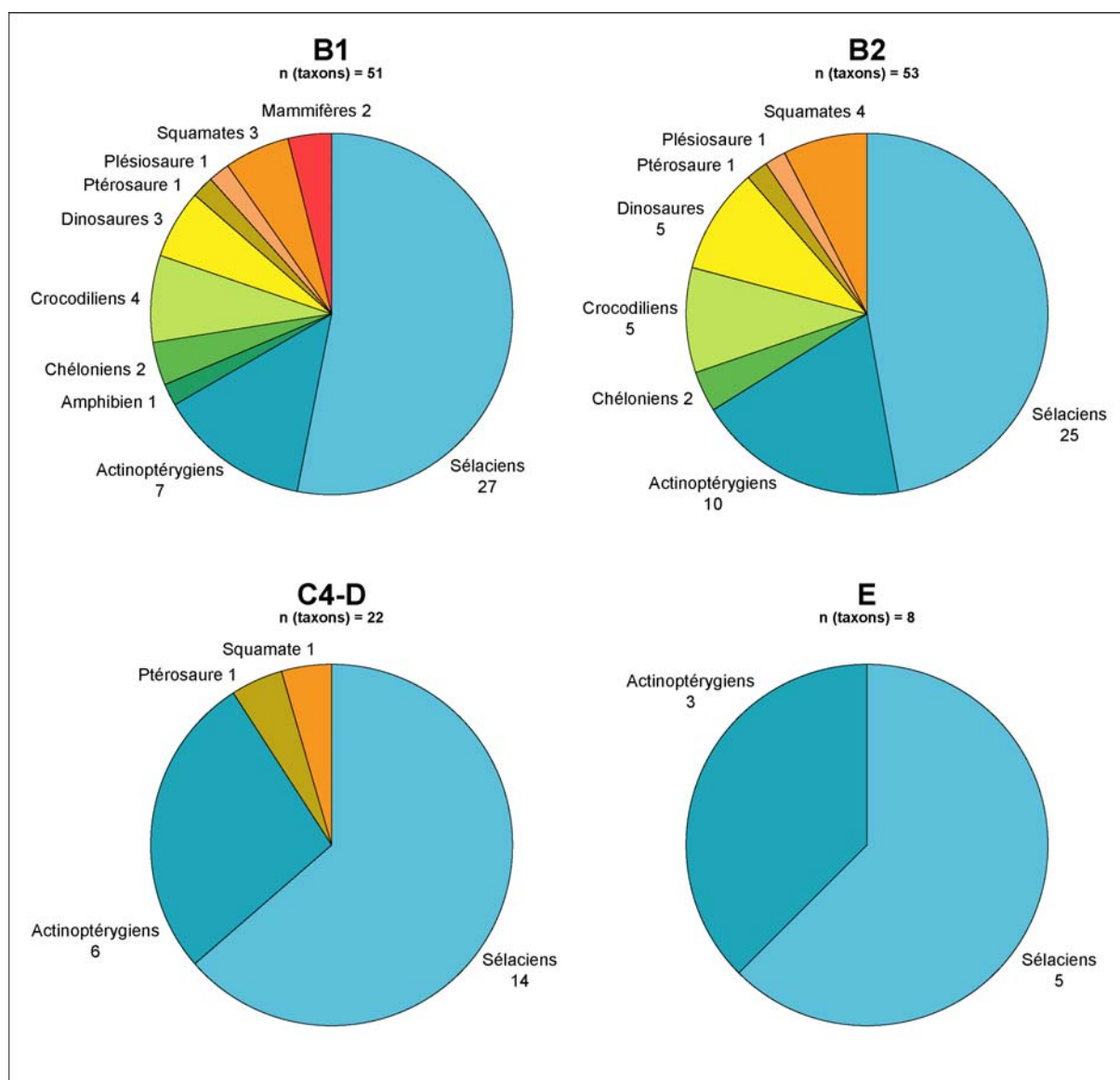


Figure 5.3. Proportions moyennes des différents groupes représentés dans le Cénomanién (B1, B2, C4-D et E) des Charentes (en terme de nombre de taxons reconnus).

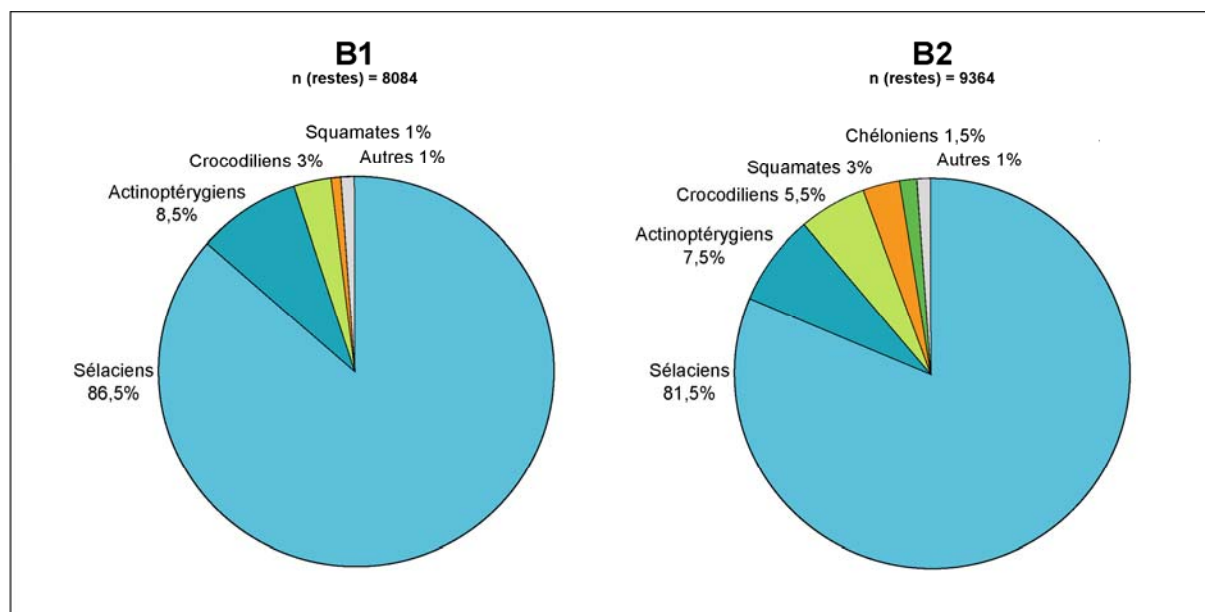


Figure 5.4. Proportions moyennes des différents groupes représentés dans le Cénomanien inférieur des Charentes (B1 et B2) (en terme de % de restes identifiés).

postérieurs à l'épisode récifal du Cénomanien moyen présentent des faciès généralement plus distaux. Les assemblages rencontrés sont alors relativement homogènes et peu diversifiés, composés uniquement de formes marines.

La composition taxonomique et les proportions de chaque grand groupe sont illustrées pour chaque unité stratigraphique dans la Figure 5.3 (l'assemblage G-T, dont la composition est similaire à celle de l'assemblage E, n'est pas représenté). Cette image de la diversité moyenne, donnée en terme de nombre d'espèces, offre une comparaison qualitative entre ces différentes unités. Cependant, elle ne prend pas en compte les fréquences relatives des restes identifiés au sein d'un assemblage pour chaque groupe. Ces données quantitatives sont représentées sur la Figure 5.4 pour le Cénomanien inférieur B1 et B2. Elles permettent notamment de montrer que la proportion des restes de tétrapodes deux fois plus élevée en B2 qu'en B1, malgré un nombre similaire de taxons. Ces valeurs ont été obtenues en comptant tous les éléments à la fois suffisamment diagnostiques et complets. La méthode de comptage employée est celle du « Nombre Minimum d'Eléments » (MNE : Minimum Number of Elements) (Blob & Fiorillo, 1996). Elle permet en effet, pour les taxons les plus abondants, de ne pas surestimer le nombre de spécimens, souvent accru par le fractionnement dû au lavage-tamissage. Par exemple, les dents de « *Carcharias* » *amonensis* comptabilisées correspondent au moins à une cuspide principale entière. L'application de cette méthode n'est en revanche pas nécessaire pour les taxons les plus rares. Une telle approche de la biodiversité met en

évidence la forte disproportion existant entre la quantité de restes de poissons et celle de tétrapodes (respectivement 89 à 95% et 5 à 11% des milliers de restes déterminés récoltés dans l'ensemble du Cénomaniens inférieur B1+B2). Plusieurs facteurs permettent d'expliquer une telle différence au sein de la taphocénose. Les sélaciens et les actinoptérygiens forment la composante faunique autochtone du milieu de dépôt, contrairement à la majorité des tétrapodes. De plus, outre le fait que certains taxons devaient être représentés par un grand nombre d'individus, le nombre de restes diagnostiques produits par un requin (milliers de dents) est largement supérieur à celui estimé pour un tétrapode. Estes & Berberian (1970) ont ainsi défini le « ENE » (Estimated Number of contributing Elements) pour tenter de réduire ce biais. Cette méthode, elle-même basée sur une approximation (nombre théorique de restes produit par un taxon), reste peu utilisée. La prise en compte du nombre de restes permet d'établir des indices de diversité [mesure de la régularité (« evenness ») et de l'entropie par les indices de Simpson et de Shannon] (Hammer, 2002 ; Hammer *et al.*, 2005). Plus ces indices sont élevés et plus les espèces composant l'assemblage présentent des proportions égales. L'indice de Shannon prend également en compte la richesse spécifique (nombre de taxons). Les assemblages les plus diversifiés et les plus « équilibrés » se situent au sein de l'unité B1. Bien que contenant plus de taxons, les assemblages de B2 montrent des indices plus faibles du fait de l'extrême prédominance des dents de « *Carcharias* » *amonensis*. Enfin, La diversité paraît deux fois moins importante selon ces indices pour la fin de l'étage (E) (Tab. 5.1).

Tableau 5.1. Indices de diversité (Simpson et Shannon) ; valeurs moyennes pour chaque unité.

	B1	B2	C4-D	E
<i>Indice de Simpson</i>	0,84	0,66	0,79	0,38
<i>Indice de Shannon</i>	2,29	1,94	1,97	0,91

Indépendamment de l'aspect quantitatif, la Figure 5.3 donne la richesse spécifique de chaque groupe. Il est intéressant de noter que les tétrapodes constituent un tiers des espèces dans la composition faunique du Cénomaniens inférieur (B1 et B2). Cette valeur chute à moins de 10% pour la base du Cénomaniens supérieur (C4-D), pour être totalement nulle à la fin de l'étage (E, G-T), ce qui, d'une certaine manière, témoigne de la tendance transgressive qui s'accuse au Cénomaniens terminal. Ce phénomène est illustré à l'aide de la Figure 5.5, avec un aperçu de l'évolution de la composition faunique des assemblages à travers l'ensemble du Cénomaniens des Charentes.

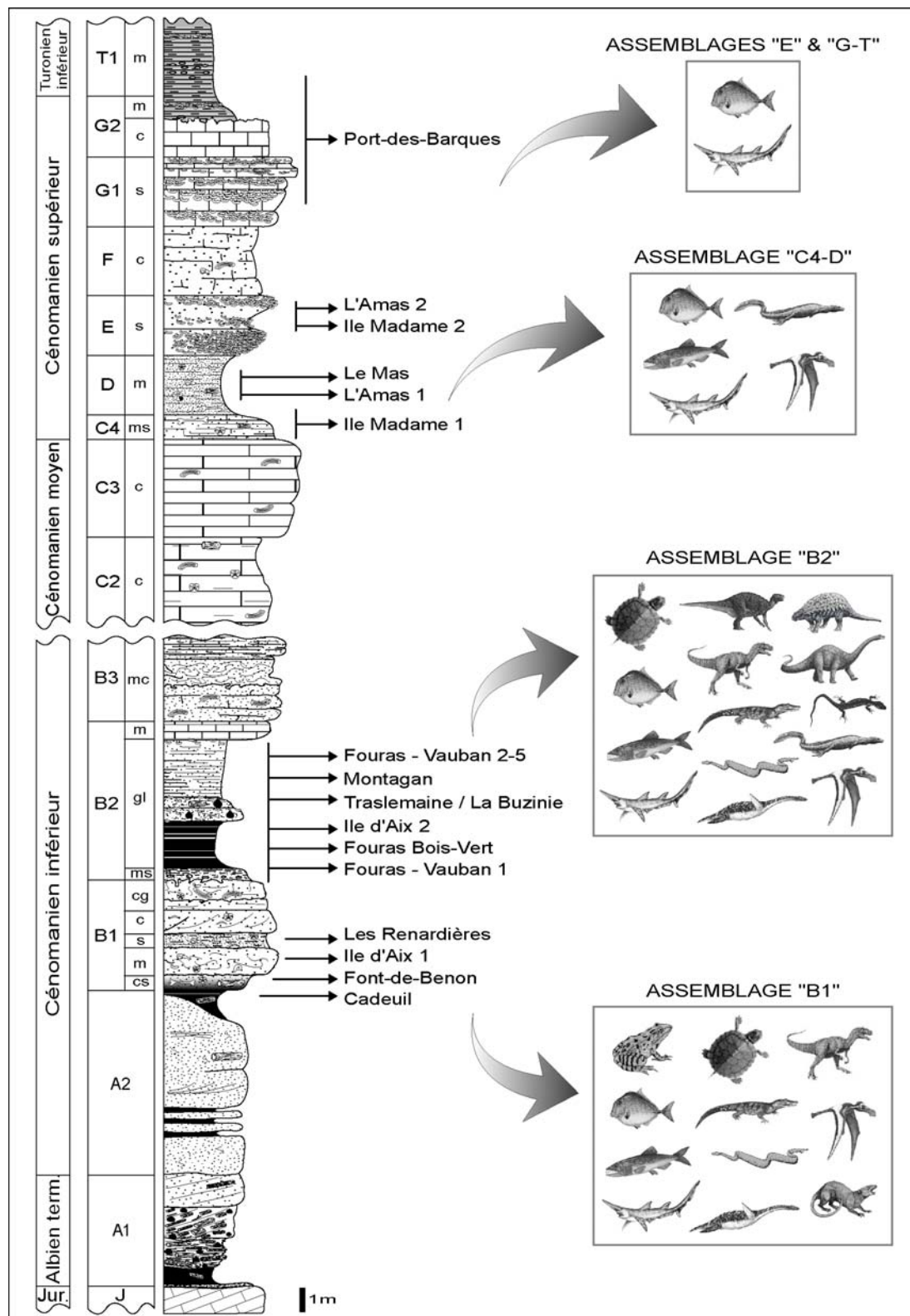


Figure 5.5. Evolution du spectre faunique des grands assemblages de vertébrés à travers l'ensemble du Cénomaniens charentais (à l'échelle des unités stratigraphiques définies par Néraudeau *et al.*, 1997). (voir le chapitre II pour les légendes des symboles). Notons pour le Cénomaniens inférieur l'importante diversité taxonomique des tétrapodes (la plupart continentaux) comparée à celle relevée au Cénomaniens supérieur (formes terrestres absentes).

Analyses cluster

Des analyses cluster ont été réalisées sur différentes matrices de données. Cet outil statistique permet de créer des dendrogrammes de similitude (plusieurs indices sont utilisables) entre les différents assemblages, en les groupant en fonction de leur contenu faunique (il s'agit alors du « mode Q », les lignes et les colonnes de la matrice représentant respectivement les assemblages et les taxons). De la même manière, des taxons peuvent être regroupés en fonction de leur(s) occurrence(s) par simple transposition de la matrice de données (il s'agit alors du « mode R », les lignes et les colonnes de la matrice représentant respectivement les taxons et les assemblages) (Hammer, 2002 ; Brinkmann et al., 2004 ; Hammer *et al.*, 2005).

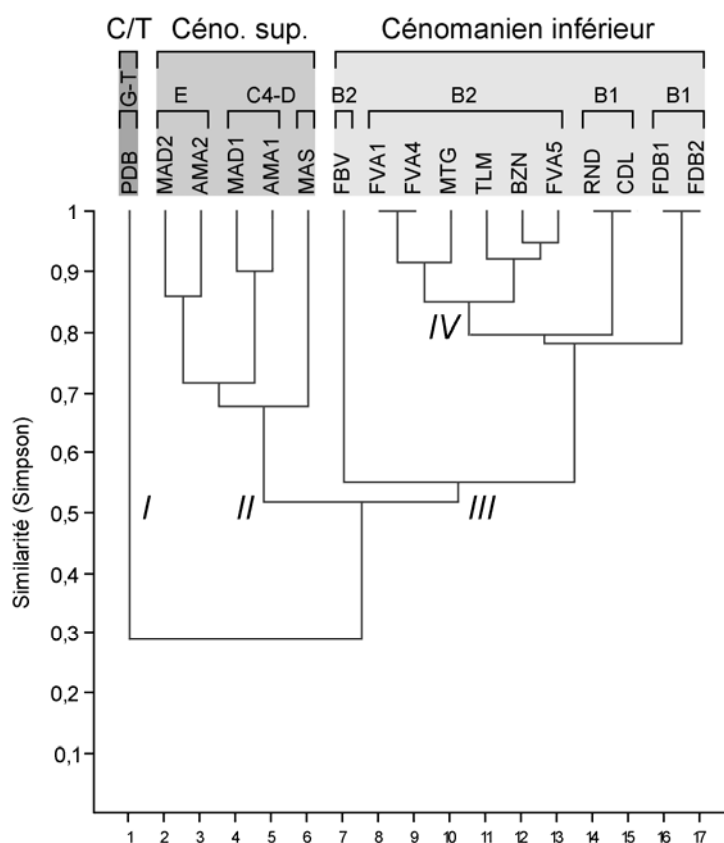


Figure 5.6. Dendrogramme des indices de similitude de Simpson, obtenu par l'analyse cluster en mode Q (méthode UPGMA) de la matrice « présence/absence » des différents niveaux à vertébrés. Trois ensembles principaux se distinguent (I, II et III), regroupant les niveaux en fonction de l'assemblage de vertébrés qu'ils contiennent. L'analyse montre que ces trois groupes représentent chacun de manière cohérente une entité stratigraphique. Au sein de l'ensemble III, correspondant aux niveaux du Cénomanién inférieur, le sous-groupe IV réunit les assemblages de l'unité glauconieuse B2 (excepté le gisement de Fouras Bois-Vert, distinct du point de vue taphonomique et paléoécologique).

Le dendrogramme de la Figure 5.6 a été obtenu après le traitement (analyse en mode Q ; indice de Simpson) de la matrice présence/absence prenant en compte la totalité des taxons et l'ensemble des assemblages. La position stratigraphique des assemblages se trouve parfaitement retranscrite. En effet, les contenus fauniques sont suffisamment distincts pour que trois groupes puissent être différenciés : (I) Cénomaniens terminal ; (II) Cénomaniens supérieurs ; (III) Cénomaniens inférieurs. Au sein du groupe (III), un sous-groupe (IV) se détache, correspondant aux assemblages de l'unité B2 (excepté le gisement de mésorestes de Fouras Bois-Vert, riches en chéloniens). Cela est dû à la présence de nombreux taxons présents exclusivement dans cette unité (par exemple : *Engolismaia*, Lepisosteidae, Nodosauridae...). Par ailleurs, les deux niveaux de Font-de-Benon se distinguent nettement pour les mêmes causes (présence unique de *Archingeayia*, Troodontidae, Metatheria).

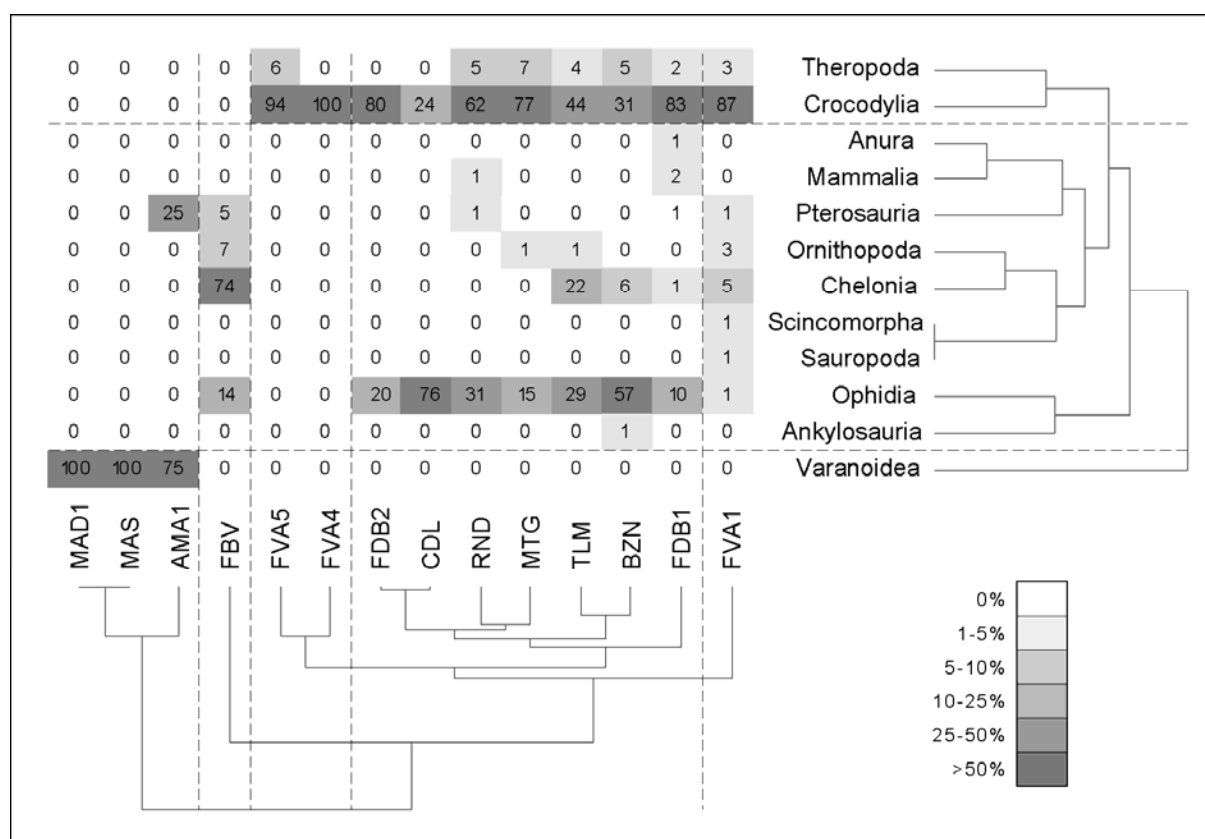


Figure 5.7. Dendrogramme des indices de similitude (coefficient de rang de Spearman), obtenu par l'analyse cluster en mode Q (en bas) et en mode R (à droite) (méthode UPGMA) de la matrice « fréquences relatives (%) des tétrapodes », les non-tétrapodes ayant été exclus de l'analyse. La matrice de données se retrouve répartie entre les deux dendrogrammes.

Une seconde analyse cluster, basée sur les fréquences relatives (nombre de restes), a été réalisée en excluant les données concernant les non-tétrapodes (sélaciens + actinoptérygiens). Cela permet de comparer les assemblages tout en supprimant le problème évoqué ci-dessus à propos de la prédominance des restes de poissons (voir Fig. 5.4). Les influences continentales peuvent ainsi être évaluées et comparées de manière plus précise. La Figure 5.7 présente deux dendrogrammes groupant les assemblages et les taxons (analyse en modes Q et R ; coefficient de rang de Spearman), ainsi que la matrice de données « dispatchée » au croisement des deux arbres (les fréquences relatives y sont indiquées).

Différents groupes ressortent d'une telle analyse. Premièrement, les trois assemblages du Cénomaniens supérieur ayant livrés des restes de tétrapodes (représentés presque exclusivement par le varanoïde *Carentonosaurus*) forment un ensemble bien individualisé. C'est également le cas de l'assemblage de Fouras Bois-Vert, dominé par les restes de chéloniens. Les deux niveaux sommitaux de Fouras-Vauban (FVA-4 et FVA-5) sont quant à eux caractérisés par la présence quasi-exclusive de crocodiliens. Ceci peut aussi être noté, dans une moindre mesure, pour le niveau basal de Fouras-Vauban (FVA-1). Ce dernier a néanmoins livré un nombre varié de taxons. Enfin, les assemblages restants sont caractérisés par l'abondance simultanée des crocodiliens et de *Simoliophis*. Ce résultat permet de souligner la mystérieuse absence (ou l'extrême rareté) de *Simoliophis* dans les niveaux de Fouras-Vauban, alors que ce genre est notamment fréquent, voire abondant, dans les autres assemblages de l'unité B2 (Angoumois). D'après les caractéristiques taphonomiques communes de tous ces assemblages établies dans le chapitre précédent, une telle absence ne peut s'expliquer que par des conditions paléoenvironnementales sensiblement différentes à très faible échelle géographique. L'écologie de *Simoliophis* étant assez énigmatique, il est cependant difficile de cerner la véritable raison de ce phénomène. Son abondance dans les assemblages de Traslemaine, la Buzinie et Montagan laisse penser qu'au cours du Cénomaniens inférieur (B2), ce genre s'est préférentiellement concentré aux abords des haut-fonds de l'Angoumois (Moreau, 1993c). Suite à la transgression de la fin de B1 (B1cg), ces zones « refuges » de la partie orientale des Charentes auraient été plus favorables à son développement (disponibilité des proies, hydrodynamisme, profondeur, type de rivage et de substrat...).

Les différences relevées grâce aux analyses cluster permettent de mettre en évidence la nette distinction stratigraphique ou taphonomique des assemblages, certaines associations

particulières (crocodiliens-*Simoliophis*), ou bien encore des absences témoignant certainement de conditions écologiques variables entre les localités.

Exemple de remplacement « actif » : le cas de Tribodus et de Pseudohypolophus

Un intérêt tout particulier mérite d'être porté sur la relation de compétition qui existe entre deux sélaciens d'une même guildes, *Tribodus morlati* et *Pseudohypolophus mcultyi*. Le premier est un requin hybodontes largement répandu sur la marge nord gondwanienne (Brésil & Afrique du Nord) de l'Aptien au Cénomaniens ; le second est un rajiforme, connu au niveau de l'Atlantique Nord (Texas, France, Espagne) du Barrémien au Cénomaniens (voir la partie systématique). Ces deux formes de même taille ont acquis indépendamment une denture de type broyeur très similaire l'une de l'autre, adaptée à un régime durophage et caractérisée par des dents au contour hexagonal (Cappetta, 1986, 1992) (Fig. 5.8). De plus, ces genres, présents dans des faciès saumâtres à marins (Biddle & Landemaine, 1988 ; Cavin *et al.*, 2001), semblent avoir été tous deux euryhalins.

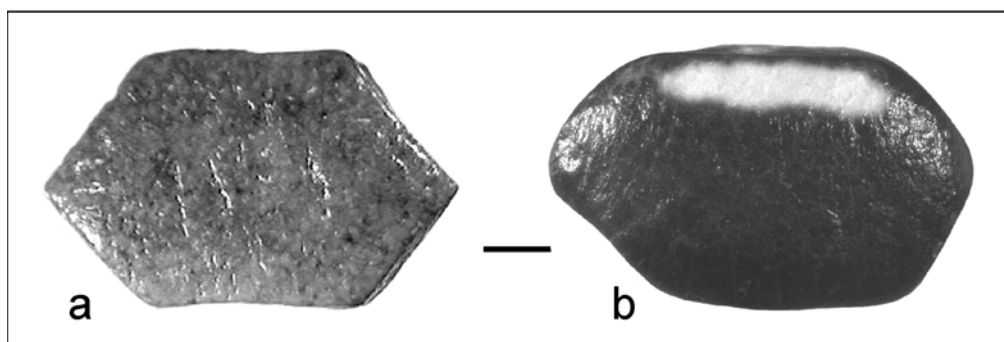


Figure 5.8. Dents broyeuses de *Tribodus morlati* (a) et de *Pseudohypolophus mcultyi* (b) (faces occlusales). Notons la convergence morphologique des deux couronnes (contour hexagonal et face occlusale plane liés à un régime durophage). Barre d'échelle : 1mm.

Il est donc permis de penser que ces deux sélaciens ont exploité le même type de ressources. Cappetta & Case (1999) ont d'ailleurs signalé que *Pseudohypolophus* était remplacé en Egypte par *Tribodus*, sous-entendant ainsi une équivalence écologique entre les deux genres. Ces deux taxons sont parapatriques et leurs aires de répartition se chevauchent seulement au niveau du centre-ouest de la France (Charentes, Poitou, Touraine) (Landemaine, 1991 ; Vullo *et al.*, 2003, 2005). Il est donc probable qu'ils se soient retrouvés dans une situation de compétition trophique

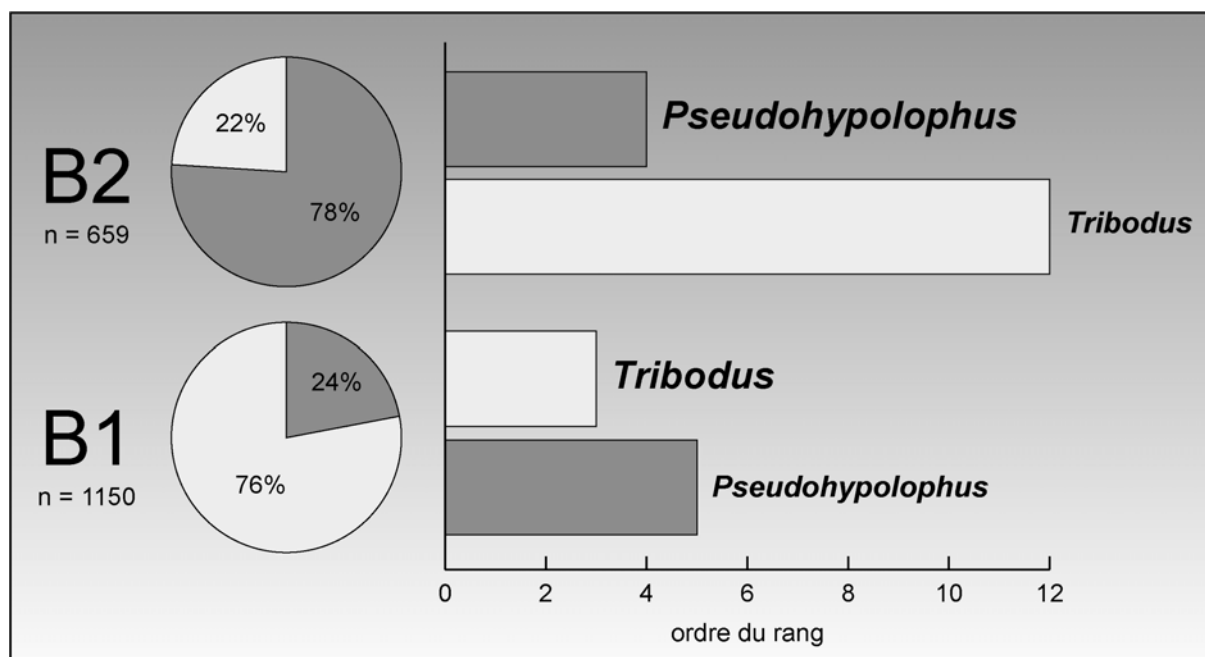


Figure 5.9. Graphiques illustrant les variations d'abondance de *Tribodus morlati* et de *Pseudohypolophus mcultyi* et les proportions de chacune de ces deux formes au cours du Cénomanién inférieur (B1 et B2). L'ordre du rang moyen est une mesure de la fréquence d'un taxon au sein d'un assemblage.

La Figure 5.9 illustre les variations observées à travers deux échantillons représentatifs, correspondant respectivement aux assemblages de B1 et de B2. Les deux genres étant les seules formes connues dans le Cénomanién des Charentes à présenter à la fois la même taille et le même type de denture broyeuse, leurs proportions ont pu être directement comparées. De plus, l'ordre du rang moyen des deux genres est indiqué pour chaque unité (la valeur 1 est attribuée au taxon le plus abondant au sein d'un assemblage, 2 pour le second, etc...). On constate une inversion de la situation entre B1 et B2. En effet, les dents de *Tribodus* sont trois fois plus abondantes en B1 que celles de *Pseudohypolophus*. Le genre *Tribodus* est alors le troisième vertébré à livrer le plus de restes. En B2, les proportions s'inversent, et l'abondance de *Tribodus* descend au 12^{ème} rang. Le genre *Pseudohypolophus*, qui passe du 5^{ème} au 4^{ème} rang, semble avoir profité de manière opportuniste du déclin de son analogue écologique. Le fait que le genre *Tribodus* ait été plus sensible à la transgression marine enregistrée dans la dernière sous-unité de B1 (B1cg) constitue une hypothèse. En effet, bien qu'étant adapté aux conditions marines, *Tribodus* n'a cependant été découvert jusqu'à présent que dans des environnements paraliques très côtiers (voir ci-dessus). Il n'est d'ailleurs plus présent dans les assemblages du Cénomanién supérieur plus franchement marins. En revanche, *Pseudohypolophus* est présent dans des faciès plus distaux : des dents ont été

récoltées dans les argiles tégulines du Cénomanién supérieur du Mas, associées à une faune strictement marine. Le rajiforme semble donc avoir mieux toléré que l'hybobodontiforme les fluctuations environnementales induites par les variations eustatiques successives.

Exemple de remplacement « passif » : le cas de Simoliophis et de Carentonosaurus

Un autre cas de remplacement d'une espèce par une autre a pu être relevé, mais sans que les répartitions des deux taxons ne se chevauchent. Cet exemple concerne deux formes de squamates aquatiques : le « proto-serpent » *Simoliophis* et le varanoïde « aigialosaure » *Carentonosaurus*. Le net développement du second dès la base du Cénomanién supérieur doit être lié à la disparition locale du premier [la dernière occurrence du genre *Simoliophis* à l'échelle mondiale atteint le Cénomanién moyen ou supérieur (Cuny *et al.*, 1990 ; Rage & Escuillié, 2003)]. Le fait que ces deux squamates aient développé un squelette pachyostotique semble indiquer qu'ils ont dû être soumis aux mêmes pressions et contraintes environnementales, ceci étant lié à un mode de vie comparable.

Transition Crétacé inférieur/Crétacé supérieur : coexistence de formes relictées et précurseurs

Parmi les formes continentales présentes dans le Cénomanién des Charentes, il est possible de distinguer les deux ensembles suivants (Tab. 5.2) :

- Une composante faunique « relictée », regroupant des taxons caractéristiques du Crétacé inférieur d'Europe.
- Une composante faunique « précurseur », regroupant des taxons caractéristiques du Crétacé supérieur d'Europe.

Tableau 5.2. Composantes « relictée » et « précurseur » de la faune de vertébrés du Cénomanién des Charentes.

Formes « relictées »	Formes « précurseurs »
?Paramacellodidae	Lepisosteidae
Atoposauridae	Ziphsuchia
Bernissartidae	Iguanodontoidea (<i>forme dérivée</i>)
Pholidosauridae	Nodosauridae
Goniopholididae	Boreosphenida
Titanosauriforme (<i>forme basale ?</i>)	

Les formes « relictés » correspondent principalement à des crocodiliens. Il s'agit de familles bien représentées dans les faciès purbeckien et wealdien de l'ouest de l'Europe (voir la partie systématique). A l'échelle des Charentes, il est intéressant de noter que ces quatre familles (atoposauridés, bernissartidés, pholidosauridés et goniopholididés) sont déjà présentes à la base du Crétacé, dans le gisement berriasien de Cherves-de-Cognac (Buffetaut *et al.*, 1989 ; Billon-Bruyat, 2003 ; Pouech, 2004 ; obs. pers.). Une autre forme « relicté » correspond au petit squamate scincomorphe attribuable à un paramacellodidé (?). Cette famille est très répandue au Crétacé inférieur, notamment en Europe et en Amérique du Nord (Evans, 1998 ; Nydam, 2002). De petits ostéodermes récoltés dans le Berriasien de Cherves-de-Cognac pourraient indiquer sa présence dans le Crétacé inférieur charentais (obs. pers.). Sa présence dans le Crétacé supérieur européen n'a été signalée que récemment dans le Maastrichtien de Roumanie, avec le genre *Becklesius* (Folie & Codrea, 2005). Les deux espèces décrites par Folie & Codrea (2005) sont d'ailleurs elles-même interprétées comme des formes « relictés ». Enfin, parmi les dinosaures, notons que le titanosauriforme de Fouras-Vauban, bien que d'attribution incertaine, présente des affinités avec certains brachiosauridés du Crétacé inférieur (voir la partie systématique).

Les formes « précurseurs » sont tout d'abord représentées par les poissons lépisosteiformes, dont l'occurrence dans le Cénomaniens des Charentes est la plus ancienne en Europe. Ce groupe est ensuite bien rependu dans les faciès fluviatiles ou lacustres du Campanien-Maastrichtien et du Paléogène européen (Gayet *et al.*, 2002). Présents dans le Cénomaniens inférieur de Fouras-Vauban, les crocodiliens ziphosuchiens ne sont par ailleurs connus en Europe qu'à la fin du Crétacé (Buscalioni & Ortega, 2002 ; Buscalioni *et al.*, 2003 ; Company *et al.*, 2005). La faune de dinosaures comprend une forme affine des hadrosauridés ainsi qu'un nodosauridé, deux groupes présents dans les assemblages de dinosaures du Crétacé plus tardif (Le Lœuff, 1991).

Par ce mélange de formes, la faune du Cénomaniens des Charentes présente donc un double cachet, à la fois « primitif » et « moderne ». Cela témoigne d'une transition s'opérant au sein des communautés de vertébrés continentaux en Europe durant la partie moyenne du Crétacé. Il est intéressant de noter qu'un renouvellement similaire des faunes de vertébrés a été relevé dans le Cénomaniens du Texas (Winkler *et al.*, 1995 ; Jacobs & Winkler, 1998).

En conclusion, les différents points abordés dans cette partie sur l'analyse faunique ont permis de mettre en évidence de nettes variations, aussi bien quantitatives que qualitatives, entre les faunes de vertébrés récoltées dans le Cénomaniens inférieur (B1 et B2) et celles

présentes à la fin de l'étage (de C4 à G). L'enregistrement fossile se révèle être plus complet pour le Cénomanién inférieur (contextes paléoenvironnemental et sédimentaire favorables à la formation de riches assemblages de microrestes). Cela a ainsi permis une étude et une comparaison plus détaillées des assemblages de B1 et B2 (contenu faunique, relations interspécifiques, évolution écologique de certains taxons).

5.3. Ecologie des taxons

Les sélaciens

D'une manière générale, la faune de sélaciens du Cénomanién charentais est caractéristique d'un milieu néritique côtier. L'abondance dans certains niveaux de petites espèces d'orectolobiformes (Ginglymostomatidae et Hemiscylliidae) semble même indiquer des milieux de dépôts très peu profonds, à proximité du rivage. Les requins-nourrices juvéniles (*Ginglymostoma cirratum*) et les requins-chabots (*Chiloscyllium* spp.) sont actuellement liés à ce type d'environnements, dans lesquels ils peuvent même abonder (Castro, 2000 ; Compagno, 2001). Il s'agit généralement de petits lagons ou herbiers protégés situés en zone intertidale, profonds de 1 à 3 m, et bordés par une mangrove. Cela constitue pour les requins-nourrices de véritables nurseries (Castro, 2000).

Les requins hybodontes sont très majoritairement représentés dans les Charentes par une petite forme de distobatidé (*Tribodus morlati*). Cette famille semble caractériser des milieux plus ou moins liés au domaine continental (Cavin et al., 2001). Ainsi, le genre *Tribodus* est présent dans les dépôts fluvio-deltaïques à littoraux d'Amérique du Sud et d'Afrique du Nord (voir partie systématique), apparaissant ainsi comme une forme euryhaline. La famille des polyacrodontidés *s.l.* se retrouve dans une grande variété de milieux. Ainsi, les petites espèces (*Polyacrodus brevicostatus*) se rencontrent principalement dans des faciès dulçaquicoles à saumâtres (Patterson, 1966 ; Thurmond, 1971 ; Biddle et Landemaine, 1988 ; Welton & Farish, 1993). En revanche, les formes de grande taille à dents massives telles que *P. maiseyi* sont communes dans les niveaux marins du Crétacé supérieur (Herman, 1977 ; Rees, 1999), semblent inféodés au domaine strictement marin. C'est également le cas du genre *Ptychodus* (Cappetta, 1987b), présent dans les Charentes dans les faciès les plus distaux de la série.

Les lamniiformes constituent le groupe de requins dominant dans le Cénomanién des Charentes, en particulier avec l'extrême abondance de l'odontaspidé « *Carcharias* »

amonensis dans la plupart des niveaux. Cette espèce ubiquiste se retrouve dans des sédiments estuariens à marins (Dutheil, 2000). L'odontaspididé actuel *Carcharias taurus* vit dans des zones côtières peu profondes (<20 m) (Compagno, 2001 ; Lucifora *et al.*, 2003). Bien que globalement marins, certains cretoxyrhinidés (*Cretodus*, *Protolamna*) peuvent également se rencontrer dans des dépôts fluviatiles (Benton *et al.*, 2000). L'écologie de telles formes euryhalines opportunistes devait se rapprocher de celle de certains carcharhiniformes actuels, comme le requin-bouledogue (*Carcharhinus leucas*) (Compagno, 2003). Par ailleurs, l'abondance des dents de « *Carcharias* » *amonensis* et *Scapanorhynchus minimus* dans certains gisements pourrait être due à un comportement reproductif analogue à celui de carcharhiniformes actuels (*Negaprion brevirostris*, *Carcharhinus plumbeus*), chez qui de fortes concentrations d'individus sont observées dans des aires de nurserie (Gruber *et al.*, 1988 ; Merson & Pratt, 2001).

Les batoïdes sont uniquement représentés par des rajiformes, avec notamment le genre *Pseudohypolophus* et de nombreuses formes attribuables à la famille des sclerorhynchidés (ou formes affines). Bien que généralement retrouvées dans des sédiments marins peu profonds (Landemaine, 1991 ; Cappetta & Case, 1999 ; Kriwet, 1999), ces raies semblent avoir fréquenté les environnements saumâtres (estuariens ou lagunes) (Biddle & Landemaine, 1988 ; Kriwet & Kussius, 2001). La paléoécologie des sclerorhynchidés est souvent comparée à celle des pristidés actuels, poissons-scies euryhalins (Kriwet & Kussius, 2001 ; Martin, 2004).

Les actinoptérygiens

Les Lepisosteidae actuels vivent dans des environnements dulçaquicoles (lac, cours d'eau) à marins côtiers (estuaire, littoral), et se rencontrent habituellement jamais au large. Cependant, un cas particulier a déjà été décrit avec la découverte d'un de ces poissons à plusieurs dizaines de kilomètres au large des côtes cubaines (Vergara, 1980). Les milieux de dépôts des différents gisements ayant livré par le passé des lepisosteidés fossiles indiquent que ces formes étaient déjà inféodées aux mêmes types de biotopes (Cavin *et al.*, 1996 ; Sigé *et al.*, 1997).

Le milieu de vie des Pycnodontidae a longtemps été considéré comme strictement marin, du fait de leur morphologie indiquant une adaptation aux milieux récifaux peu profonds (Nurshall, 1996). Pourtant, Poyato-Ariza *et al.* (1998) ont récemment montré (analyses sédimentologiques, taphonomiques, paléoécologiques et isotopiques) que le biotope de certains poissons pycnodontes était en fait totalement dulçaquicole (formes des calcaires lacustres de Las Hoyas, Espagne). Si la majorité des restes de pycnodontidés est effectivement

présente dans des sédiments margino-littoraux, l'intérêt de ce groupe à des fins de reconstitutions paléoenvironnementales demeure donc limité.

Prédateurs marins très répandus au Crétacé, les enchodontidés sont à la fois présents dans des milieux très côtiers (Kriwet, 2003) ou beaucoup plus ouverts (Arambourg, 1952 ; Cavin, 1999 ; Cavin *et al.*, 2001). Dans le Crétacé nord-américain, les phyllodontidés sont considérés comme occupant les zones littorales à estuariennes, alors que les amiidés sont plutôt caractéristiques d'environnements dulçaquicoles (Brinkman, 1990 ; Brinkman *et al.*, 2004 ; Wroblewski, 2004).

Les anoures

Bien que l'identification précise de l'anoure découvert dans le Cénomanién basal de Font-de-Benon n'ait pas été possible, la présence d'un tel organisme offre tout de même quelques indications paléoécologiques. Les amphibiens sont inféodés aux milieux dulçaquicoles, voire saumâtres, mais ne se rencontrent jamais en domaine marin.

Les chéloniens

La principale famille reconnue dans le Cénomanién des Charentes correspond aux Solemydidae et rassemble des formes souvent présentes dans des faciès continentaux (Lapparent de Broin & Murelaga, 1996, 1999 ; Brinkman, 2003). Lapparent de Broin & Murelaga (1999) ont discuté l'écologie supposée de ces tortues, les considérant comme des formes plutôt terrestres vivant à proximité d'environnements dulçaquicoles, sans toutefois exclure la possibilité de mœurs amphibies. Brinkman *et al.* (2004) suggèrent un habitat « côtier » pour le solemydidé *Naomichelys*, sans toutefois préciser sa véritable relation avec le milieu marin.

Les crocodiliens

Les crocodiliens du Cénomanién des Charentes correspondent à des familles aux écologies variées. Les familles des atoposauridés et des bernissartidés regroupent de petits crocodiliens, d'une longueur généralement inférieure à un mètre. Si les premiers sont considérés comme de petits prédateurs actifs terrestres (Buscalioni & Sanz, 1990b), les seconds se sont vus attribuer des mœurs amphibies par analogie avec des formes actuelles (Buffetaut, 1975). La présence de très nombreuses dents attribuables à *Bernissartia* dans certains dépôts littoraux du Cénomanién charentais laisse penser que ce type de crocodiles devait affectionner les environnements paraliques et la proximité du milieu marin. Les

goniopholididés et les pholidosauridés sont classiquement considérés comme amphibiens d'eau douce (Benton, 2004), à partir notamment des nombreux restes présents dans les faciès continentaux du purbeckien-wealdien. Cependant, notons que le genre *Terminonaris*, apparenté aux pholidosauridés, est adapté à la vie marine.

Les dinosaures

Les dinosaures constituent un groupe entièrement terrestre. Toutefois, certains auteurs ont proposé quelques distinctions selon les groupes (Horner, 1979 ; Brinkman, 1990 ; Brinkman *et al.*, 2004). Ainsi, les restes de nodosauridés étant fréquents dans les sédiments margino-littoraux ou marins, Horner (1979) leur a attribué un biotope côtier. Coombs (1995) a modéré cette interprétation, sans pour autant l'exclure, en évoquant un milieu de vie certainement plus vaste. Pour lui, le transport des carcasses par les cours d'eau depuis l'intérieur des terres serait le principal facteur expliquant l'abondance de ces restes en domaine littoral. Par la suite, Coombs & Deméré (1996) ont admis que les nodosauridés semblaient effectivement plus euryèces que la plupart des autres groupes de dinosaures, et devaient ainsi fréquenter plus régulièrement les environnements paraliques. Par ailleurs, Brinkman (1990) et Brinkman *et al.* (2004) ont déduit des assemblages de microrestes du Campanien de l'Alberta (Canada) que les troodontidés appartenaient à la communauté continentale stricte, contrairement aux cératopsiens (absents de nos assemblages), plus côtiers. Enfin, Smith *et al.* (2001) ont montré que des milieux paraliques, tels que les mangroves, pouvaient composer le biotope de certains grands sauropodes et théropodes.

Les ptérosaures

Les ptérosaures sont des reptiles volants pour la plupart piscivores, dont les restes sont souvent retrouvés dans des dépôts marins ou lagunaires (Wellnhofer, 1991 ; Bell & Padian, 1995). Ils sont également abondants dans les niveaux fluvio-deltaïques, notamment dans le Cénomaniens du Maroc (Wellnhofer & Buffetaut, 1999). Cependant, l'existence de colonies strictement continentales, sans relation apparente avec le domaine marin, a été signalée par Bell & Padian (1995). Les ornithocheiridés correspondent à de grandes formes dont l'envergure (3 à 4 m) laisse présumer un mode de vie comparable à celui des oiseaux marins actuels tels que l'albatros. Chez ces oiseaux, les périodes passées sur les terres émergées sont principalement liées à la reproduction. Dalla Vecchia *et al.* (2001) ont rapporté la découverte d'un ptérosaure dans le Cénomaniens du Liban, le continent étant alors situé à plusieurs

centaines de kilomètres. Ils ont évoqué l'hypothèse de l'existence de petites îles, attribuant ainsi un biotope insulaire à certains ptérosaures.

Les plésiosaures

Les plésiosaures représentent un groupe de reptiles marins hautement adaptés à la vie en haute mer. Il est cependant fréquent de retrouver leurs restes dans les sédiments côtiers et estuariens (Eberth & Brinkman, 1997 ; Beavan & Russell, 1999 ; Gasparini & Salgado, 2000). La présence d'elasmosauridés juvéniles dans un environnement estuarien relativement protégé et riche en proies (Eberth & Brinkman, 1997) pourrait même indiquer qu'il s'agit là d'un milieu favorable à leur développement.

Les squamates

Différents groupes de squamates sont présents dans le Cénomaniens des Charentes, représentés par le serpent primitif *Simoliophis* (simoliophiidés), le varanoïde « aigialosaure » *Carentonosaurus* et un lézard scincomorphe attribuable, avec doute, à un paramacellodidé. Cette dernière famille de scincomorphes correspond à de petits lézards terrestres insectivores, au mode de vie fouisseur pour certains (Broschinski, 2000 ; Benton, 2004).

Les deux autres taxons constituent des formes marines (Benton, 2004). *Simoliophis* est bien connu dans les dépôts détritiques littoraux du Cénomaniens de l'aire méditerranéotéthysienne (Cuny *et al.*, 1990, Rage & Cappetta, 2002 ; Rage & Escuillié, 2003). L'écologie de ce squamate serpentiforme (« proto-serpent ») demeure imparfaitement connue, mais peut être cependant rapprochée de celle d'un autre ophidien primitif pachyostotique, *Pachyrhachis problematicus*. Buffrénil & Rage (1993) ont étudié la pachyostose vertébrale de *Simoliophis* d'un point de vue fonctionnel. Ils en ont déduit un mode de vie différent de celui des serpents marins actuels. Peu adapté à la plongée et mauvais nageur, son activité devait être principalement necto-benthique sous une très faible tranche d'eau (zone d'estran), à la recherche de proies lentes ou sessiles. Pour Scanlon *et al.* (1999) et Caldwell & Albino (2001), une forme telle que *Pachyrhachis* devait chasser en embuscade (régime piscivore), dans un habitat correspondant à des bassins et lagons inter-récifaux relativement calmes et peu profonds.

La paléoécologie des varanoïdes « aigialosaures » a été discutée par Caldwell & Cooper (1999), en se basant sur le genre *Coniasaurus*. Ces auteurs les ont comparés aux sauroptérygiens de petite taille, tant au niveau de l'habitat que d'un point de vue morphologique et trophique. Cependant, le genre pachyostotique *Carentonosaurus*,

apparemment moins gracie, semble avoir vécu dans des environnements moins distaux (lagon tropical profond de quelques mètres à quelques dizaines de mètres, situé à proximité d'une terre émergée) (Rage & Néraudeau, 2004). *Carentonosaurus* était néanmoins mieux adapté à la vie marine que *Simoliophis*, comme l'atteste la morphologie des ses côtes (faible courbure indiquant un corps comprimé latéralement ; réduction du pseudotuberculum) (Rage & Néraudeau, 2004).

Les mammifères

La paléoécologie des mammifères mésozoïques est dans l'ensemble assez mal connue. Les marsupiaux primitifs, dont la morphologie peut-être grossièrement comparée à celle des didelphidés (sarigues), sont classiquement considérés comme arboricoles. Une telle interprétation reste cependant à prendre avec précaution (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). La petite forme découverte à Font-de-Benon possède une morphologie dentaire à tendance bunodonte. Cette dentition de type « écraseur » se retrouve notamment chez les « alphasodontidés », les « pediomydidés » et *Kokopellia*, formes principalement insectivores mais pouvant se nourrir d'autres petites proies (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). La prémolaire découverte aux Renardières indique la présence d'un animal de taille relativement grande pour le Cénomaniens, comparable à celle de certains marsupiaux stagodontidés du Crétacé supérieur. Il pourrait s'agir d'une forme plus opportuniste, partiellement carnivore (proies incluant de petits vertébrés) (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004).

Les milieux de vie caractéristiques de chaque famille sont récapitulés dans la Figure 5.10. Les environnements paraliques regroupent des biotopes aquatiques qui diffèrent par leur salinité. Ils correspondent ainsi à une zone tampon pouvant abriter une grande variété d'organismes.

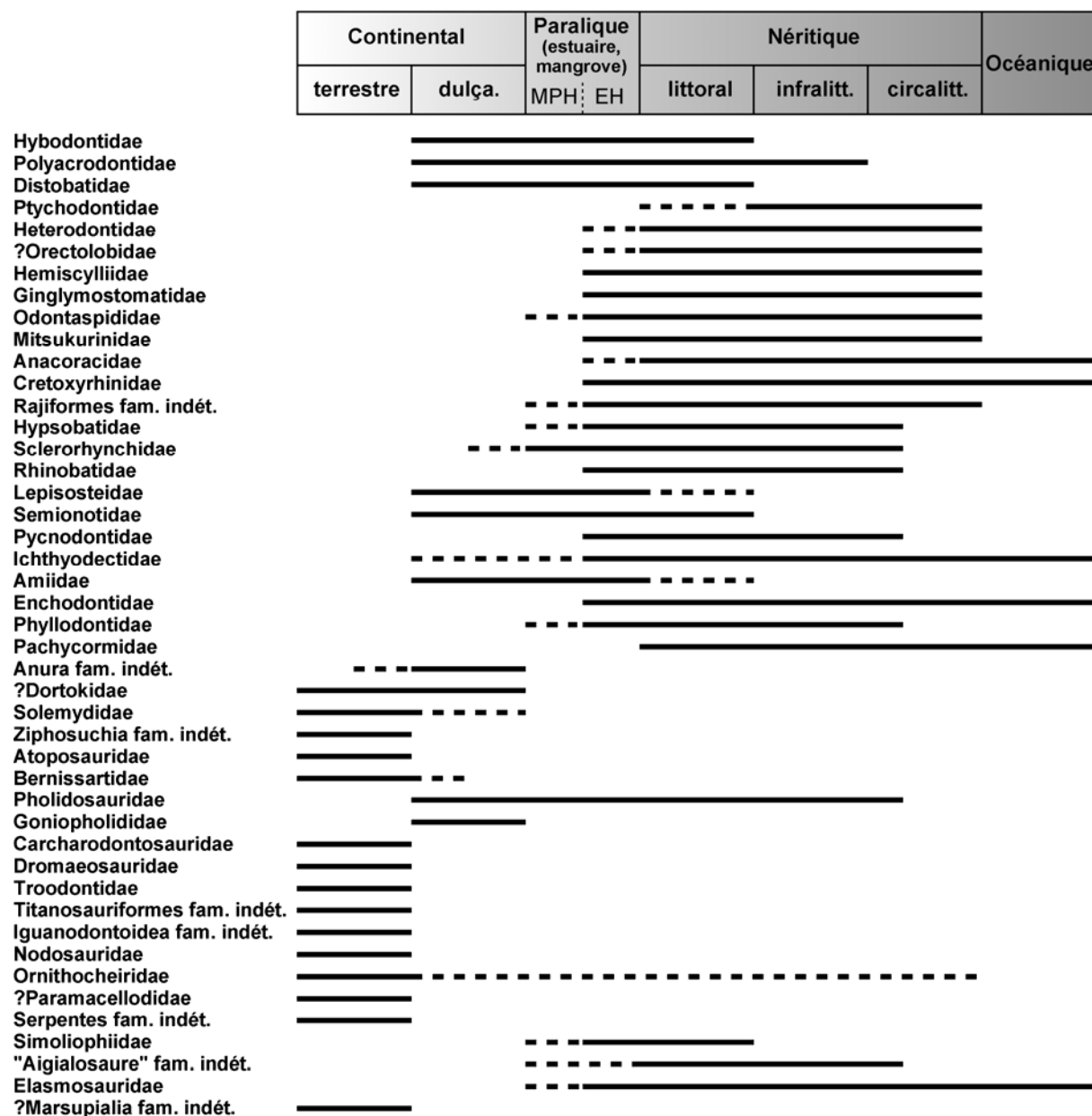


Figure 5.10. Milieux de vie et répartitions écologiques des différentes familles de vertébrés présentes dans le Cénomaniens des Charentes. Le domaine paralique comprend une partie « marine » euhaline (EH), à salinité normale (30 à 40‰) et une partie « saumâtre » méso-polyhaline (MPH), à salinité plus réduite (10 à 30‰). Les pointillés indiquent des occurrences plus occasionnelles ou temporaires. Se référer au texte ci-dessus pour les sources bibliographiques.

5.4. Environnements de dépôt et paléogéographie locale

La synthèse des données sédimentologiques et fauniques (invertébrés et vertébrés), complétées par les analyses taphonomiques, permet de reconstituer l'environnement de dépôt des différents assemblages de vertébrés. D'un point de vue général, le Cénomaniens des Charentes semble avoir été marqué par un climat globalement chaud et humide. Concernant la végétation, les données paléobotaniques issues des faciès à vertébrés (bois, cuticules, pollens) indiquent le développement d'une forêt côtière de type mangrove, dominée par les gymnospermes (Araucariacées, *Frenelopsis*) (Néraudeau *et al.*, 2002, 2003, 2005 ; Perrichot, 2003 ; Gomez *et al.*, 2004a, b ; Dejax & Masure, 2005 ; Peyrot *et al.*, 2005). Les milieux paraliques du Cénomaniens correspondent à une mosaïque de biotopes, représentés de manière synthétique sur la Figure 5.11. On peut ainsi tenter de situer sur ce bloc-diagramme les zones de formation des principaux assemblages (Tab. 5.3).

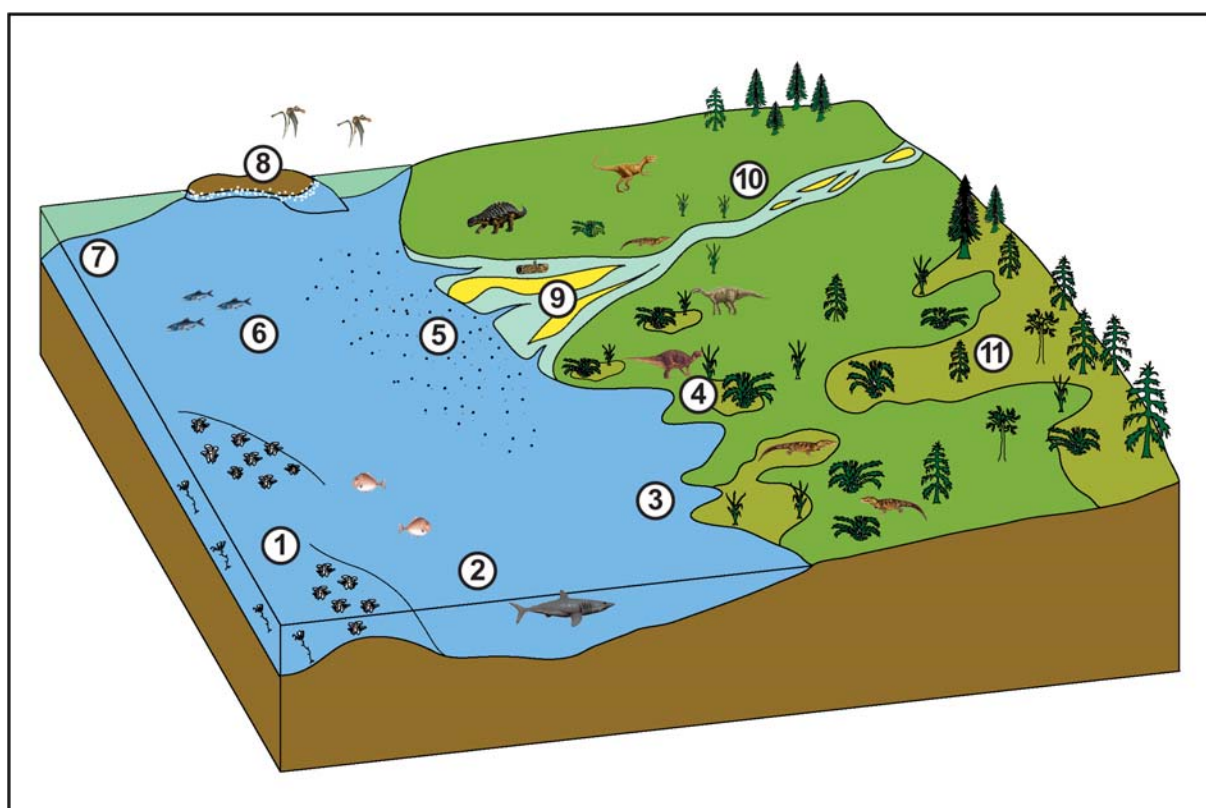


Figure 5.11. Bloc-diagramme représentant les différents types d'environnements du Cénomaniens des Charentes. 1 : milieu péri-récifal ; 2 : lagon (partie externe) ; 3 : lagon (partie interne) ; 4 : mangrove littorale ; 5 : embouchure ; 6 : vasière infralittorale ; 7 : circolittoral ; 8 : écueil jurassique ; 9 : estuaire ; 10 : plaine d'inondation ; 11 : mangrove interne.

Tableau 5.3. Situation environnementale des différents assemblages.

Assemblages	Milieux (voir légende Fig. 5.11)	Principaux critères
Cadeuil	1, 2	Faune d'invertébrés à cachet récifal (rudistes coloniaux, échinides réguliers...)
Font-de-Benon 1-2	3	Contexte stratigraphique (argiles à plantes sous-jacentes) ; apports terrigènes ; orbitolines ; abondance de juvéniles (?) et de requins orectolobiformes
Les Renardières, Fouras-Vauban 1, 5, Montagan, l'Amas 2 (?)	5	Apports terrigènes ; fort taux d'allochtonie ; bioclastes généralement très variés
Traslemaine, la Buzinie	5, 8	Hauts-fonds ; conglomérat ; apports terrigènes ; fort taux d'allochtonie ; bioclastes très variés.
Fouras Bois-Vert	9 (bras latéral ?)	Troncs ; argiles laminées ; méso- et macrorestes de tétrapodes ; faune d'invertébrés oligospécifique
Fouras-Vauban 4	9 (zone axiale ?)	Stratification entrecroisée ; faune d'invertébrés paucispécifique
Ile Madame 1-2 (?)	2, 6 (zone – confinée)	Persistance de l'influence continentale (gymnospermes) ; nautilus.
L'Amas 1, le Mas	6 (zone + confinée)	Milieu argileux réducteur ; lingules
Port-des-Barques	7	Faune marine associée (ammonites, échinides...)

L'analyse paléoécologique et paléoenvironnementale des assemblages de vertébrés permet d'affiner les reconstitutions paléogéographiques préalablement réalisées par Moreau (1993c) et Platel (1996) pour le Cénomaniens inférieur et supérieur.

Concernant le Cénomaniens inférieur, seuls les faciès à vertébrés de l'unité B2 présentent une répartition spatiale suffisamment étendue pour autoriser des considérations paléogéographiques (Fig. 5.12). Cette unité correspond à une période de bas niveau marin et est caractérisée par une forte alimentation terrigène (Moreau, 1996 ; Guillocheau *et al.*, 2003). Moreau (1996) a souligné l'existence d'un domaine occidental (sables glauconieux) et d'un domaine oriental (formation des « grès verts »). Ceux-ci diffèrent par l'origine de leurs apports détritiques. Dans la région d'Angoulême (Traslemaine et la Buzinie), l'influence du Massif Central est notamment caractérisée par un relèvement des fonds marins. A l'amorce de la grande transgression cénomano-turonienne, une succession d'auréoles jurassiques, n'ayant pas été totalement recouvertes durant le Cénomaniens basal, formait alors une ceinture élevée entourant les abords du Massif Central. Au Cénomaniens inférieur (B2), une telle zone de hauts-fonds et d'écueils, localement agitée, était le cadre d'une sédimentation paralique particulière et complexe (Moreau, 1993c). A l'ouest (région de Rochefort), la paléotopographie était beaucoup plus plane. Un vaste estran et la proximité d'un estuaire auraient ici été favorables à la formations de gisements tel que Fouras-Vauban et Fouras Bois-Vert (Néraudeau *et al.*, 2003 ; Vullo *et al.*, 2005). On peut conclure qu'en B2, la ligne de côte devait, d'après la position des gisements, suivre grossièrement un axe Rochefort-Angoulême.

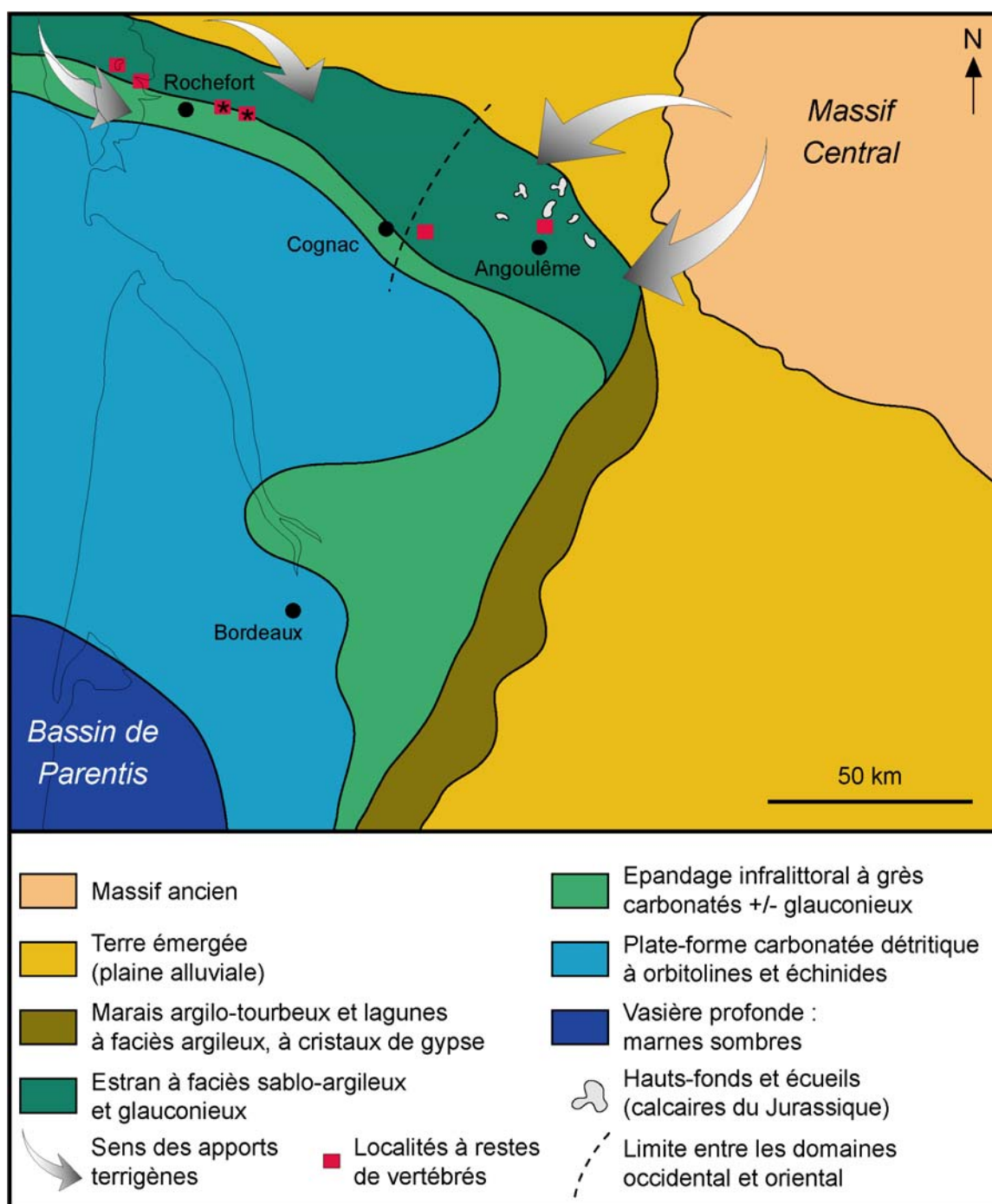


Figure 5.12. Carte paléogéographique représentant les différents types d'environnements du nord du bassin d'Aquitaine au Cénomien inférieur (unité B2) (d'après Platel, 1996). Les localités marquées d'un astérisque (Tonny-Charente et Bords, à l'est de Rochefort) sont désormais inaccessibles (talus d'autoroute) et n'ont pas pu être échantillonnées.

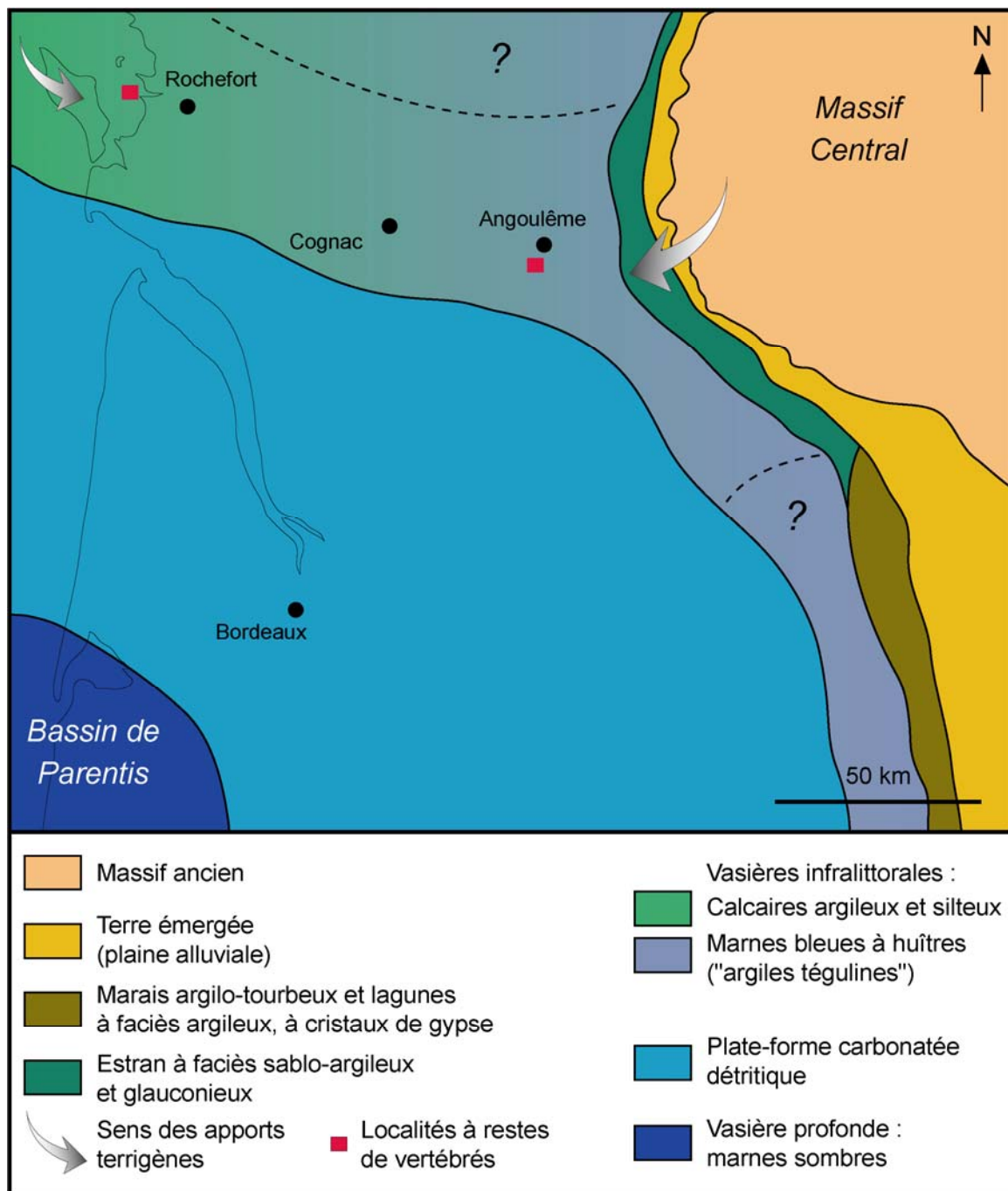


Figure 5.13. Carte paléogéographique représentant les différents types d'environnements du nord du bassin d'Aquitaine au Cénomaniens supérieur (unités C4-D) (d'après Moreau, 1993c et Platel, 1996).

Au Cénomaniens supérieur, le niveau marin est nettement plus élevé (Moreau, 1996 ; Guillocheau *et al.*, 2003). Cependant, à l'amorce de la dernière grande séquence transgressive, les unités C4-D correspondent encore à un milieu infralittoral, souligné par la grande diversité des ostracodes (Moreau, 1993c ; Colin, comm. pers. 2005). En C4-D, des assemblages de vertébrés sont également présents à la fois dans le domaine occidental (Ile Madame) et dans le domaine oriental (Angoumois) (Fig. 5.13). Les niveaux de l'Ile Madame indiquent un faciès marin assez peu profond de type lagon, relativement ouvert (présence de nautilus : coquilles flottées ?), et soumis à des influences continentales (plantes) (Rage & Néraudeau, 2004). A l'opposé, les argiles téguines de l'Angoumois (l'Amas et le Mas) caractérisent un milieu plus confiné, de type vasière (sous une faible tranche d'eau ?). Les céphalopodes et les restes de plantes y sont absents, contrastant avec l'abondance des huîtres et des lingules. Ceci traduit certainement un très faible hydrodynamisme du milieu de dépôt empêchant tout apport allochtone.

- VI -

Paléobiogéographie

VI - PALEOBIOGEOGRAPHIE

6.1. Introduction

Le Crétacé est considéré comme une période importante dans l'évolution des faunes de vertébrés terrestres. La mise en place de ces faunes, à la fois issue de phénomènes de vicariance et de dispersion, est intimement liée aux grands événements tectoniques affectant le globe durant cette période. L'ouverture et la fermeture actives des deux barrières maritimes isolant les îles ouest-européennes (respectivement l'Atlantique Nord et la Téthys), conjuguées aux variations eustatiques et aux données paléontologiques relativement limitées, rendent les interprétations paléobiogéographiques particulièrement ardues pour la période allant de la base du Crétacé jusqu'au Santonien (Rage, 1997). Pour le Crétacé terminal (Campanien-Maastrichtien), les indices de dispersion trans-téthysienne entre l'Afrique du Nord et l'Europe sont plus clairement établis (Buffetaut, 1989 ; Le Lœuff, 1991 ; Rage, 1997), notamment grâce à une meilleure connaissance générale des faunes terrestres (Rage, 2002).

Avec l'apport de nouvelles données, ce chapitre tente d'éclaircir les phénomènes biogéographiques ayant pu s'opérer dans la partie moyenne du Crétacé, en effectuant une analyse à la fois spatiale (comparaison avec les autres faunes cénomaniennes connues) et temporelle (dynamique des faunes en Europe durant le Crétacé). L'établissement et la succession des faunes de vertébrés au cours de cette période en Europe va donc pouvoir être en partie retracée, en tentant d'évaluer les rôles respectifs joués par les évolutions *in situ* (vicariance) et par les migrations (dispersion).

6.2. Cadre paléogéographique global

Durant la partie moyenne du Crétacé, la Laurasie est scindée en trois grands compartiments : l'Amérique du Nord, séparée longitudinalement par le « Western Interior Seaway » ; l'Europe insulaire, formant un archipel depuis l'île ibérique à l'ouest jusqu'à l'Oural (détroit de Turgai), la Crimée et le Caucase à l'est (Fig. 6.1) ; l'Asie, formant un bloc relativement homogène. L'Amérique du Nord et l'Europe occidentale s'éloignent considérablement avec l'intensification de l'ouverture de l'Atlantique Nord. Au sud, la dislocation du Gondwana se poursuit, ce qui entraîne la fermeture progressive de la Téthys.

En effet, le rapprochement entre l’Afrique et l’Europe s’intensifie, surtout à partir de l’Albien (Cotillon, 1989).



Figure 6.1. Reconstitution paléogéographique au Cénomaniens supérieur (90 Ma) de la zone « Atlantique Nord - Téthys occidentale » montrant la position intermédiaire de l’Europe occidentale (les Charentes sont indiquées par l’étoile) entre l’Amérique du Nord et l’Afrique. Notons la vaste étendue des mers épicontinentales (bleu clair) (modifié d’après Blakey, 2004).

6.3. Les principales faunes de vertébrés cénomaniens

Le Crétacé constitue dans son ensemble une période durant laquelle se sont diversifiés de très nombreux groupes, connus notamment grâce à un large enregistrement fossile de par le monde (Fara & Benton, 2000). Cependant, en comparaison avec d’autres étages crétacés, le Cénomaniens n’a pour le moment livré à travers le monde qu’un nombre réduit d’assemblages fauniques diversifiés (poissons, tétrapodes), constitués à la fois de formes continentales et de

formes marines. Les principales données sont issues de gisements formés en milieu fluvial, estuarien ou margino-littoral, et caractérisés pour la plupart par leur richesse en microrestes divers (formations nord-américaines ou nord-africaines). Cependant, d'autres types de gisements sont également à considérer, comme les calcaires lithographiques présents en Méditerranée orientale (Bosnie-Herzégovine) et au Proche-Orient (Liban, Israël). Enfin, les quelques données concernant les domaines voisins du bassin aquitain (bassin anglo-franco-belge, péninsule ibérique) correspondent principalement à des découvertes isolées.

La Formation Cedar Mountain (partie supérieure : « Mussentuchit local fauna »), Utah

La Formation Cedar Mountain, dans le centre-est de l'Utah, s'étale de la base du Barrémien à la base du Cénomaniens et voit se succéder trois grands ensembles fauniques dominés par les dinosaures (Kirkland *et al.*, 1999). La dernière unité de cette formation correspond au « Mussentuchit Member » et contient de très nombreuses concentrations de microrestes (« lag concentrations »). Cette faune de vertébrés, datée de la limite Albien-Cénomaniens (mesure radiométrique réalisée par Cifelli *et al.*, 1997), comprend près de 80 taxons répartis sur une trentaine de localités géographiquement et stratigraphiquement très proches les unes des autres (Cifelli *et al.*, 1999). Le milieu de dépôt de ces sites correspondait principalement à des chenaux et des plaines d'inondation (Cifelli *et al.*, 1999).

La Formation Dakota, Utah

La Formation Dakota, au sud de l'Utah, est datée du Cénomaniens supérieur. Elle se situe à la base de l'épaisse série cémano-campanienne formant le Plateau des Kaiparowits (Eaton *et al.*, 1999). 46 taxons ont pu être reconnus à partir de microrestes récoltés dans des dépôts de plaine d'inondation.

La Formation Woodbine, Texas

Cette formation du nord du Texas regroupe des dépôts fluvio-deltaïques à littoraux datés du Cénomaniens inférieur à moyen. De nombreux sélaciens et archosaures y ont été décrits (Cappetta & Case, 1975b, 1999 ; Welton & Farish, 1993 ; Lee, 1996, 1997 ; Head, 1998 ; Jacobs & Winkler, 1998).

La Formation Khodzhakul (partie supérieure : localité de Sheikhdzheili), Ouzbékistan

Datée du Cénomanién inférieur, cette formation d'Asie Centrale correspond à des dépôts paraliques, saumâtres à marins. De très nombreux microrestes de vertébrés y ont été récoltés (Nessov, 1997), certains groupes ayant été étudiés en détail, comme les amphibiens (Roček & Nessov, 1993) ou les mammifères (Nessov *et al.*, 1994 ; Averianov, 2000 ; Averianov & Archibald, 2005).

La Formation des Kem Kem, Maroc

La Formation des Kem Kem (souvent mentionné dans la littérature sous le nom de « Continental intercalaire » ou « Kem Kem beds ») a longtemps été considérée d'âge infracénomanién. Ces couches sont actuellement datées du Cénomanién inférieur sur la base de l'assemblage de sélaciens (Serenio *et al.*, 1996 ; Dutheil, 1999 ; Cavin *et al.*, 2001) et par la comparaison avec les autres faunes de vertébrés d'Afrique du Nord.

La Formation Bahariya, Egypte

Cette formation, également nommée « Grès de Nubie », est datée du Cénomanién supérieur. Le milieu de dépôt correspond à une succession d'environnements paraliques (Lacovara *et al.*, 2001) présentant des influences marines très nettes. La riche faune de vertébrés provenant de ces niveaux a été étudiée en détail dans les travaux de Stromer (1914-1935), Nopcsa (1925), Peyer (1925) et Weiler (1935). Plus récemment, les sélaciens ont été révisés par Slaughter & Thurmond (1974) et Werner (1989).

Méditerranée orientale – Proche-Orient (Bosnie-Herzégovine, Liban, Israël)

L'ensemble des gisements à vertébrés de cette aire géographique correspond à des « Konservat Lagerstätte », et ont livré des restes complets de poissons (Hückel, 1970 ; Cappetta, 1980a, b) et de reptiles (Dal Sasso & Pinna, 1997 ; Polcyn *et al.*, 1999 ; Dalla Vecchia *et al.*, 2001 ; Rage & Escuillié, 2003) préservés dans des calcaires lithographiques.

Bassin anglo-franco-belge, Allemagne, République Tchèque

Les vertébrés découverts dans les dépôts crayeux de ces bassins septentrionaux ne constituent pas de véritables assemblages, mais correspondent principalement à des restes isolés (Buffetaut *et al.* 1981). Ils s'agit principalement de sélaciens (Herman, 1977 ; Müller & Diedrich, 1991 ; Underwood & Mitchell, 1999), de reptiles marins (Buffetaut & Wellnhofer, 1980 ; Caldwell, 1999, 2000 ; Caldwell & Cooper, 1999 ; Milner, 2002a) et de dinosaures (Fejfar *et al.*, 2005).

Péninsule ibérique

Les principales faunes cénomaniennes de la péninsule ibérique ayant été étudiées sont celles du Portugal (Jonet, 1981). Très peu de données concernent en revanche les faunes espagnoles. Seuls les sélaciens du Crétacé « moyen » des Asturies (nord de l'Espagne) ont été traités en détail dans l'important travail de Bernardez (2002).

6.4. Affinités paléobiogéographiques de quelques taxons remarquables*Les sélaciens*

La faune de sélaciens du Céno-manien des Charentes présente une grande diversité de formes, aux affinités paléobiogéographiques diverses. Au Céno-manien, les vastes mers épicontinentales ont favorisé la dispersion au niveau mondial de nombreuses formes, comme l'attestent certains genres cosmopolites (*Cretodus*, *Protolamna*, *Archaeolamna*) (Williamson *et al.*, 1993). Cependant, quelques formes présentent une répartition plus limitée. C'est le cas du rajiforme *Pseudohypolophus*, qui n'est connu au Céno-manien que dans le sud-ouest de l'Europe (France, Espagne) (Landemaine, 1991 ; Bernardez, 2002) et au Texas (Cappetta & Case, 1999) (Fig. 6.2a). La répartition transatlantique de ce genre apparu dès le Crétacé inférieur (Barrémien) (Biddle & Landemaine, 1988 ; Kriwet, 1999a) résulte certainement d'un phénomène de vicariance. En effet, son aire de répartition originelle aurait été scindée en deux lors de l'ouverture de l'Atlantique Nord. *Pseudohypolophus* se trouve associé dans l'ouest de la France (marges du seuil du Poitou) au genre hybodont *Tribodus* (Distobatidae) (Fig. 6.2a ; voir Chap. V). Ce dernier genre constitue un élément typiquement gondwanien (Brésil,

Maroc, Egypte...) (voir Chap. III), dont la présence en Europe, très localisée, pourrait résulter d'une migration depuis l'Afrique du Nord. La famille des Distobatidae regroupe des formes euryhalines inféodées aux milieux fluviatiles et paraliques, ayant sans doute pu relier l'Europe lors de périodes de bas-niveau marin. Il est cependant surprenant de ne pas avoir détecté sa présence dans le Cénomanien de la péninsule ibérique, où de riches faunes de sélaciens ont pourtant été récoltées (Bernardez, 2002 ; Kriwet, comm. pers. 2004).

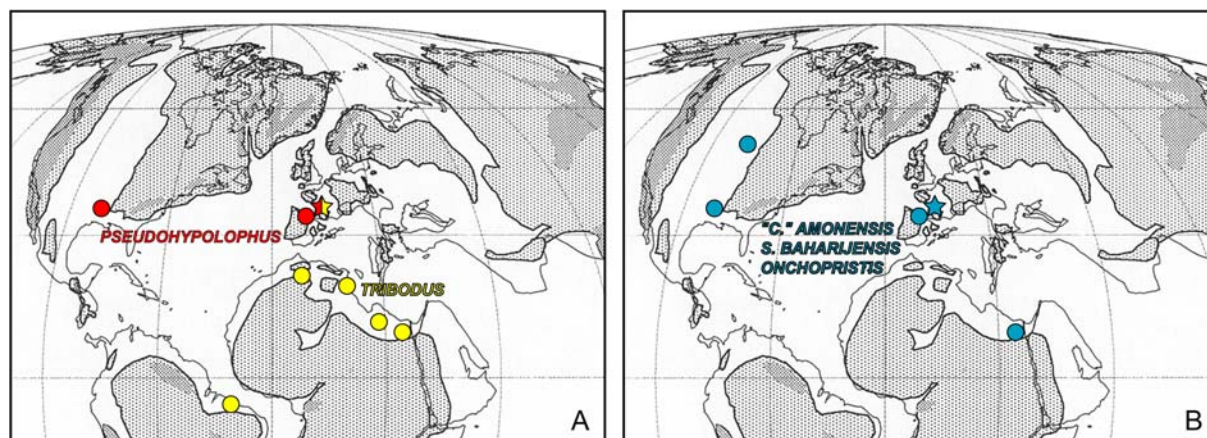


Figure 6.2. Répartitions paléogéographiques de quelques sélaciens particuliers. a : *Pseudohypolophus* et *Tribodus* ; b : association « *Carcharias* » *amonensis* – *Squalicorax baharijensis* – *Onchopristis* spp. L'étoile correspond à la position des Charentes (modifié d'après Smith *et al.*, 1994).

Les trois formes « *Carcharias* » *amonensis* – *Squalicorax baharijensis* – *Onchopristis* spp. constituent une association caractéristique. On la retrouve depuis l'Amérique du Nord (Texas, Minnesota) (Cappetta & Case, 1999 ; Case, 2001) jusqu'en Egypte (où *Onchopristis dunklei* est remplacé par *O. numidus*) (Werner, 1989), via le sud-ouest de l'Europe (Fig. 6.2b.). Cette similitude entre les faunes paraliques du Texas, des Charentes et d'Egypte est renforcée par quelques autres taxons (*Cenocarcharias*, *Ptychotrygon*).

A une échelle plus réduite, il existe une forte similitude entre la faune de sélaciens du Cénomanien des Charentes et celle du Cénomanien des Asturies, dans le nord de l'Espagne (Bernardez, 2002). Des espèces telles que *Ptychotrygonoides pouiti*, *Hamrabatis bernardezi* ou encore *Turoniabatis cappettai* semblent constituer des formes endémiques d'un ensemble paléogéographique « Asturies-Charentes-Poitou » assez restreint, caractérisé alors par l'ouverture du Golfe de Gascogne.

Les actinoptérygiens

Un groupe est particulièrement intéressant d'un point de vue biogéographique. Il s'agit des lépisostées, formes originaires du Gondwana et montrant grossièrement la même distribution que le requin *Tribodus* (Maroc, Brésil) (Wenz & Brito, 1992 ; Cavin & Brito, 2001). Un genre est présent dans le Cénomaniens du Maroc, et son occurrence européenne (Portugal, Charentes) à la même époque peut également être due à de la dispersion.

Les chéloniens

Les tortues sont représentées en grand nombre dans le Cénomaniens des Charentes par la famille laurasiatique des Solemydidae. Cette famille est connue depuis le Jurassique supérieur avec le genre *Naomichelys*, notamment en Amérique du Nord. Elle est ensuite bien représentée dans de nombreux gisements américains et européens datés du Crétacé (Lapparent de Broin & Murelaga, 1999). La répartition de ces chéloniens au Cénomaniens semble être un cas de vicariance lié à l'ouverture de l'Atlantique Nord.

Les crocodiliens

La présence d'un Ziphosuchia, groupe à l'origine gondwanien (Turner, 2004), dans le Cénomaniens des Charentes constitue un élément supplémentaire apparemment issu d'un phénomène de dispersion en relation avec l'Afrique du Nord, où se trouve le genre *Hamadasuchus*. Les autres crocodiliens, comme les goniopholididés et les bernissartidés, forment un ensemble présent en Europe et en Amérique du Nord depuis la base du Crétacé. Leur distribution transatlantique observée au Cénomaniens paraît correspondre à de la vicariance.

Les dinosaures

Les Troodontidae sont apparus en Asie au cours du Crétacé inférieur (Barrémien) (Makovicky & Norell, 2004). Au Cénomaniens, ils sont notamment présents sur la marge sud-ouest du bloc asiatique, en Ouzbékistan (Formation Khodzhakul) (Averianov, comm. pers. 2005), ainsi que de manière plus douteuse en Amérique du Nord (Upper Cedar Mountain Formation) (Cifelli *et al.*, 1999) (Fig. 6.3a). La migration des Troodontidae vers ce continent depuis l'Asie se vérifie sans ambiguïté dans le registre fossile au Campanien, à moins qu'elle ne remonte au Cénomaniens, dans le cas où la détermination du matériel de l'Utah s'avérerait exacte (Makovicky & Norell, 2004). Les Iguanodontoidea proches des hadrosauridés basaux

sont présents dans le Cénomanien nord-américain avec *Eolambia* et *Protohadros* (Fig. 6.3b). Une dispersion de formes asiatiques à la fin du Crétacé inférieur est souvent évoquée (Winkler *et al.*, 1995 ; Jacobs & Winkler, 1998 ; Carpenter *et al.*, 2002 ; Godefroit *et al.*, 2005). Cependant, les causes réelles (vicariance, dispersion) de la distribution pan-laurasiatique des Iguanodontoidea dérivés à l'Albien-Cénomanien, soulignée par Head & Kobayashi (2001), demeurent imparfaitement connues (Norman, 2004). En revanche, il apparaît clairement que les nodosauridés sont originaires d'Amérique du Nord, où ils ont évolué du Barrémien au Cénomanien (Carpenter & Kirkland, 1998 ; Vickaryous *et al.*, 2004). Leur présence dans le Cénomanien des Charentes et de Touraine (Buffetaut & Brignon, 1999) peut être considérée comme de la vicariance, mais une migration depuis l'Amérique du Nord ne peut être totalement exclue (Fig. 6.3b).

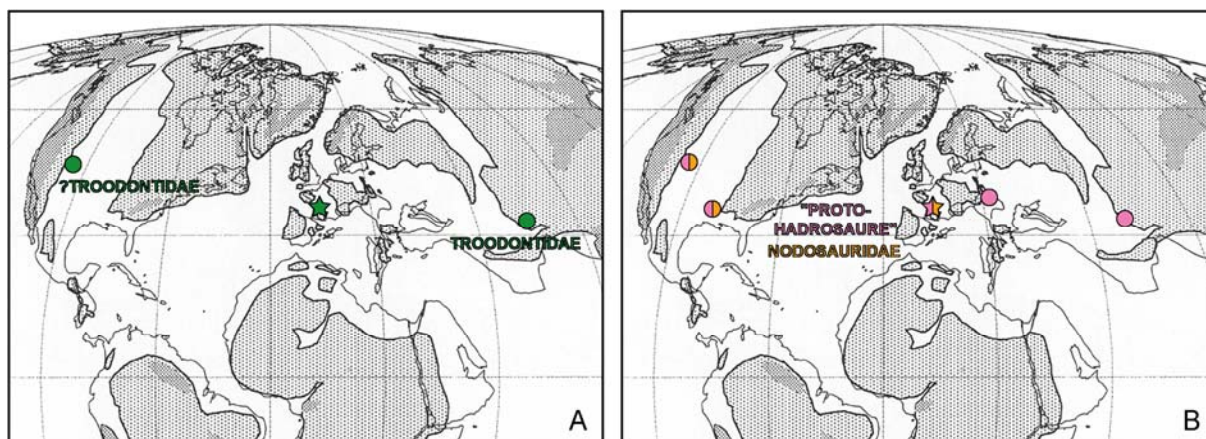


Figure 6.3. Répartitions paléogéographiques de quelques dinosaures laurasiatiques. a : Troodontidae ; b : « proto-hadrosaure » et Nodosauridae. L'étoile correspond à la position des Charentes (modifié d'après Smith *et al.*, 1994).

Enfin, la présence d'un théropode attribuable à un Carcharodontosauridae dans le Cénomanien européen peut s'expliquer de deux façons. Premièrement, il pourrait s'agir de l'évolution *in situ* (à l'échelle de l'Europe occidentale) d'une forme telle que *Neovenator*, théropode du Barrémien d'Angleterre rattaché à la famille des Carcharodontosauridae (Naish *et al.*, 2001 ; Holtz *et al.*, 2004). Cette hypothèse (vicariance) se trouve notamment confortée par la découverte d'une dent attribuée à cette famille dans l'Aptien d'Espagne (Canudo & Ruiz-Omeñaca, 2003). La seconde hypothèse correspond à une simple migration trans-téthysienne du genre *Carcharodontosaurus*, depuis le nord de l'Afrique. Cette interprétation est appuyée par l'extrême similitude morphologique observée sur le matériel dentaire des

Charentes et du Maroc, ainsi que par les cas très probables de dispersion similaire observés pour d'autres taxons.

Les squamates

La présence de *Simoliophis* accentue le cachet sud-téthysien de la faune des Charentes. La biogéographie de ce genre paralytique a été synthétisée par Rage & Escuillié (2003). En Europe, il est présent dans de nombreux gisements littoraux bordant le seuil du Poitou, ainsi qu'au Portugal. Il se retrouve également sur toute la marge nord-africaine, comme cela a pu être évoqué plus haut pour *Tribodus*.

Les mammifères

Le clade des Metatheria semble dériver d'une forme du Barrémien de Chine, *Sinodelphys* (Luo *et al.*, 2003). Les métathériens se sont par la suite répandus en Amérique du Nord à la fin du Crétacé inférieur, pour s'y diversifier durant tout le Crétacé supérieur. La forme des Charentes se rapproche de celles décrites dans le Cénomaniens de l'Utah et du Texas (voir Chap. III). La non-découverte de restes de mammifères tribosphéniques (*Boreosphenida*) dans les dépôts anté-cénomaniens d'Europe laisse penser qu'une dispersion entre l'Amérique du Nord et l'Europe a pu avoir lieu à l'Albien-Cénomaniens. Notons enfin que Averianov & Archibald (2005) ont suggéré l'hypothèse d'une dispersion au Cénomaniens de formes telles que les « zhelestidés », depuis l'Asie Centrale jusqu'à l'archipel européen. Ils expliquent ainsi la présence de ce groupe dans le Campanien-Maastrichtien de France et d'Espagne. Tant que l'attribution douteuse de certaines dents composant le matériel charentais ne sera pas éclaircie, cette hypothèse devra également être prise en considération. Il n'est donc pas exclu que les mammifères retrouvés dans le Cénomaniens charentais présentent, à l'image d'autres groupes, une double origine.

Considérations paléobiogéographiques générales

L'existence de voies d'échanges fauniques trans-téthysiennes (voire transatlantiques) et leur identification constituent un problème majeur (Rage, 1988), d'autant plus que les données concernant la partie moyenne du Crétacé sont très limitées. Parmi l'ensemble des taxons découverts dans le Cénomaniens charentais, certains fournissent, à ce titre, des indications d'ordre paléobiogéographique (Tab. 6.1).

Tableau 6.1. Taxons d'affinité laurasiatique ou gondwanienne présents dans le Cénomaniens des Charentes. Les similitudes observées sont régies soit par la dispersion (D), soit par la vicariance (V).

Taxons laurasiatiques		Taxons gondwaniens
<i>Amérique du Nord</i>	<i>Asie</i>	<i>Afrique</i>
<ul style="list-style-type: none"> - Solemydidae (V) - Goniopholididae (V) - Bernissartidae (V) - (?) Troodontidae (D) - Marsupialia (V?, D?) - Iguanodontoidea (« proto-hadrosaure ») (V?, D?) - Nodosauridae (V?, D?) 	<ul style="list-style-type: none"> - Troodontidae (D) - (?) Eutheria indét. - Iguanodontoidea (« proto-hadrosaure ») (V?, D?) 	<ul style="list-style-type: none"> - <i>Tribodus</i> (D) - Lepisosteidae (D) - Ziphosuchia (D) - <i>Carcharodontosaurus</i> (V?, D?) - <i>Simoliophis</i> (D)

La faune du Cénomaniens des Charentes présente de nombreuses similitudes avec celles présentes dans les dépôts contemporains des formations fluvio-deltaïques ou paraliques d'Afrique du Nord. L'association « *Tribodus* + *Simoliophis* », à laquelle il faut désormais joindre les crocodiles *Ziphosuchia* et les dinosaures *Carcharodontosauridae*, montre une répartition paléogéographique particulière. La colonisation de l'archipel européen par ces formes continentales et margino-littorales a pu se produire par saltation insulaire, à travers le seuil méditerranéen (cf. Vrielynck *et al.*, 1994). La voie de communication privilégiée se situerait dans la partie orientale de la Mésogée, au niveau de l'ensemble des plates-formes (adriatique-égée-taurique, apulienne, etc.) localisées au nord de la Tunisie, de la Libye et de l'Égypte (cf. Philip *et al.*, 1993). En effet, des formes proches de *Simoliophis* (*Pachyophis* et *Mesophis*) sont connues dans le Cénomaniens du Proche-Orient (Israël et Liban) et de Bosnie-Herzégovine (Rage & Escuillié, 2003). Malheureusement, les données concernant les faunes de sélaciens manquent pour cette zone. Il est aussi intéressant de noter, avec précautions, la non-découverte de *Tribodus* dans la péninsule ibérique, et ce malgré le très grand nombre de microrestes découverts dans cette région (Kriwet, 1999b, comm. pers. 2004 ; Bernardez, 2002). L'apparent isolement de la population de *Tribodus* du centre-ouest de la France pose un véritable problème paléobiogéographique. Il est certain que l'absence de dépôts terrigènes dans le sud-est européen ne nous permet pas de vérifier la véritable répartition téthysienne de ces requins. De même, l'absence de *Tribodus* dans les formations ibériques ne doit pas être considérée comme un fait acquis (biais divers ?). En se basant sur la distribution d'amphibiens *Sirenidae*, Rage (1997) a également évoqué la possibilité, au Cénomaniens, d'échanges fauniques entre l'Europe et l'Afrique.

Enfin, il ne faut pas exclure le phénomène de vicariance pour certains groupes, comme par exemple les carcharodontosauridés. Les hypothèses proposées ci-dessus restent donc largement à vérifier, mais elles offrent une base de réflexion sur les modalités de dispersion des faunes continentales en Europe, durant cette période de haut niveau marin que constitue la partie moyenne du Crétacé (Fara, 2002 ; Hancock, 2003).

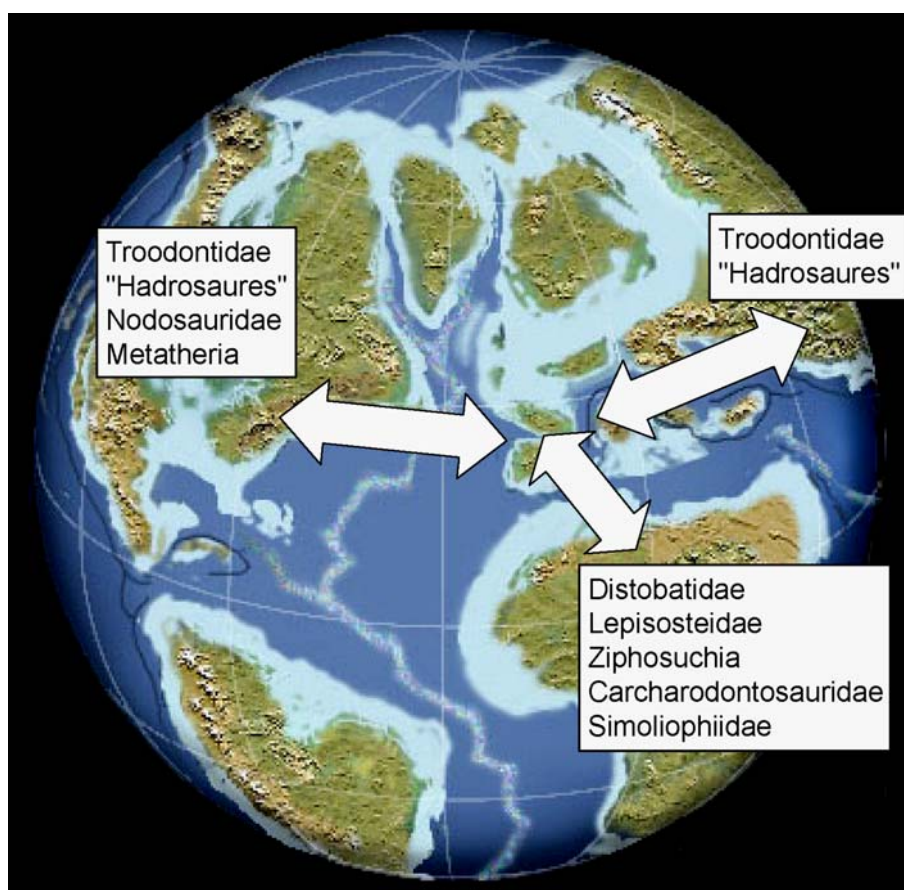


Figure 6.4. Carte illustrant les principaux liens fauniques (vicariance et dispersion indifférenciées) existant entre les Charentes et l'Afrique d'une part, et avec les autres blocs laurasiatiques d'autre part (Amérique du Nord et Asie).

Parallèlement, de nombreux points communs ont été mis en évidence entre la faune cénomanienne des Charentes et celles d'Amérique du Nord. Le lien avec les Formations Woodbine (Texas) et Cedar Mountain (Texas) est par exemple bien illustré par la présence commune des « proto-hadrosaures », des nodosauridés ou encore des marsupiaux primitifs. Si l'hypothèse de la dispersion reste possible pour ces taxons, les tortues et les crocodiles témoignent de la vicariance qui a marqué les faunes euro-américaines suite à l'ouverture de

l'Atlantique Nord, vers la fin du Crétacé inférieur (échanges faunique stoppés à l'Aptien selon Carpenter *et al.* 2002).

Pour conclure, la faune des Charentes fournit donc de nouveaux éléments complémentaires, impliquant des possibilités d'échanges entre l'Afrique du Nord et l'Europe durant le Cénomani. Dans un contexte globalement transgressif, quelques épisodes régressifs d'ordre inférieur (dont celui coïncidant avec la discontinuité Ce2) (Hancock, 2003) ont alors pu permettre ces mouvements fauniques à travers le seuil méditerranéen. Les similitudes établies avec les faunes d'Amérique du Nord résultent quant à elles principalement d'un phénomène de vicariance. D'une manière générale, la position paléogéographique particulière des Charentes au Crétacé semble avoir été favorable à la constitution d'une faune de vertébrés particulière, présentant une double origine, à la fois laurasiatique et gondwanienne (Fig. 6.4).

6.5. Evolution des faunes de vertébrés dans le Crétacé européen

Le début et la fin du Crétacé (Berriasien-Barrémien et Campanien-Maastrichtien), marqués par un niveau marin moins élevé que dans sa partie moyenne, présentent en Europe occidentale de nombreux dépôts continentaux et margino-littoraux ayant permis la découverte de riches faunes de vertébrés. Les faunes de vertébrés du Crétacé supérieur européen sont assez bien connues, notamment pour le Campanien et le Maastrichtien du sud de l'Europe (Espagne, France, Roumanie) (Astibia *et al.*, 1990 ; Le Lœuff, 1991 ; Buffetaut *et al.*, 1996, 1997, 1999 ; Gheerbrant *et al.*, 1997 ; Laurent *et al.*, 1999, 2002). Récemment, des restes de dinosaures ont également été décrits dans le Santonien de Hongrie (Ósi, 2004). Concernant le Crétacé inférieur, les faciès purbeckien et wealdien sont particulièrement bien représentés en Europe occidentale, notamment en Angleterre (Milner & Batten, 2004), au Danemark (Bonde, 2004), en France (Buffetaut *et al.*, 1989 ; Billon-Bruyat, 2003 ; Colin *et al.*, 2004) et en Espagne (Estes & Sanchiz, 1982 ; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2004). Les faunes les mieux étudiées jusqu'à présent demeurent celles des gisements anglais et espagnols.

Les nouvelles données concernant la partie moyenne du Crétacé vont ainsi permettre de mieux comprendre la transition faunique ayant eu lieu entre le Crétacé inférieur et le Crétacé supérieur. L'histoire paléobiogéographique des vertébrés continentaux du Crétacé européen a souvent été discutée, mais ces travaux se réfèrent principalement aux faunes du Campano-Maastrichtien (Buffetaut, 1989a ; Le Lœuff, 1991). De nombreuses similitudes ont

ainsi pu être mises en évidence avec le domaine gondwanien, notamment pour les dinosaures théropodes abelisauridés ou les crocodiliens « trematochampsidés ». Le terme « Eurogondwana » a d'ailleurs été introduit par Le Lœuff (1991) pour définir cet ensemble paléobiogéographique bien particulier. Pour le Crétacé inférieur, il existe également des groupes communs aux deux ensembles, comme par exemple les mammifères symmétrodontes spalacotheridés ou les théropodes spinosauridés (Rage, 1997 ; Sereno *et al.*, 1998). Les formes présentes dans le Cénomaniens charentais annoncent un changement dans la composition des communautés de vertébrés. Tout d'abord, l'apparition de taxons « précurseurs » (« proto-hadrosaures », nodosaures, marsupiaux) au détriment de formes comme les stégosaures ou les mammifères « symmétrodontes » (taxons notamment présents dans le Crétacé basal de Charente, Pouech, 2004) indique la mise en place des faunes qui caractériseront la fin du Crétacé. Ce changement, également relevé par Winkler *et al.* (1995) et Jacobs & Winkler (1998) dans le Cénomaniens du Texas, semble s'être effectué à l'échelle laurasiatique. Enfin, certaines formes d'origine gondwanienne ayant été signalées au Campanien-Maastrichtien dans le sud de l'Europe (lépisostées, crocodiliens ziphosuchiens) paraissent avoir colonisé ce continent dès le Cénomaniens lors d'une phase de dispersion trans-téthysienne.

- VII -

**Les sélaciens du
Campanien stratotypique**

VII - LES SELACIENS DU CAMPANIEN STRATOTYPIQUE

Ce dernier chapitre, traitant des sélaciens du Campanien stratotypique, vient clore l'étude des vertébrés du Crétacé supérieur nord-aquitain. Les dépôts turoniens et santoniens n'ont livré qu'un nombre infime de restes de vertébrés. Le Coniacien renferme quant à lui une faunule d'origine marine (sélaciens représentés par les genres *Ptychodus*, *Scapanorhynchus*, *Cretodus*, *Cretolamna*, *Cretoxyrhina*, *Paranomotodon*, *Squalicorax*, *Ptychocorax* ; Pycnodontidae et Mosasauridae), non étudiée ici. La présentation de cette ultime partie ainsi que l'historique des recherches sur les vertébrés du Campanien des Charentes ont été abordés au début de ce mémoire, dans l'introduction générale. Ce qui suit correspond, après une brève description du cadre géologique, à l'étude systématique des dents de sélaciens récoltées dans la région de Royan (Charente-Maritime). La signification paléoécologique et l'évolution paléobiogéographique de cette faune est enfin discutée.

[Rq : ce chapitre correspond à la traduction en français de l'article suivant :

Vullo, R. 2005. Selachians from the type Campanian area (Late Cretaceous), Charentes, western France. *Cretaceous Research* 26 : 609-632]

7.1. Cadre géographique et géologie de l'étude

Le matériel faisant l'objet de cette étude provient des falaises bordant la rive droite de la Gironde et se situant à quelques kilomètres au sud-est de Royan, entre les communes de Barzan en amont et de Meschers en aval (Fig. 7.1). Dans ce secteur, l'érosion estuarienne entame constamment les couches campaniennes et permet ainsi un renouvellement périodique des affleurements. Cette région correspond à l'extension occidentale du stratotype historique du Campanien, défini par Coquand (1857) à partir d'affleurements observables dans la « Champagne Charentaise » (sud de la Charente, coupe historique d'Aubeterre) (van Hinte, 1979 ; Neumann & Odin, 2001) (Fig. 7.1). Le Campanien stratotypique est généralement divisé, à partir des données micropaléontologiques, en huit biozones (CI-CVIII) basées sur les associations de foraminifères benthiques (Andreieff & Marionnaud, 1973 ; Platel, 1977 ; Neumann *et al.*, 1983) (Fig. 7.2). Ainsi, le Campanien supérieur est par exemple bien caractérisé dans les Charentes par l'occurrence de *Orbitoides media* (d'Archiac). Les ammonites et les bélemnites sont très rares et généralement très mal préservées, ce qui ne permet pas d'établir une biozonation basée sur les céphalopodes. Cependant, quelques zones d'ammonites ont pu être définies par Kennedy (1986), et les répartitions stratigraphiques des principales espèces sont indiquées sur la Fig. 7.2.

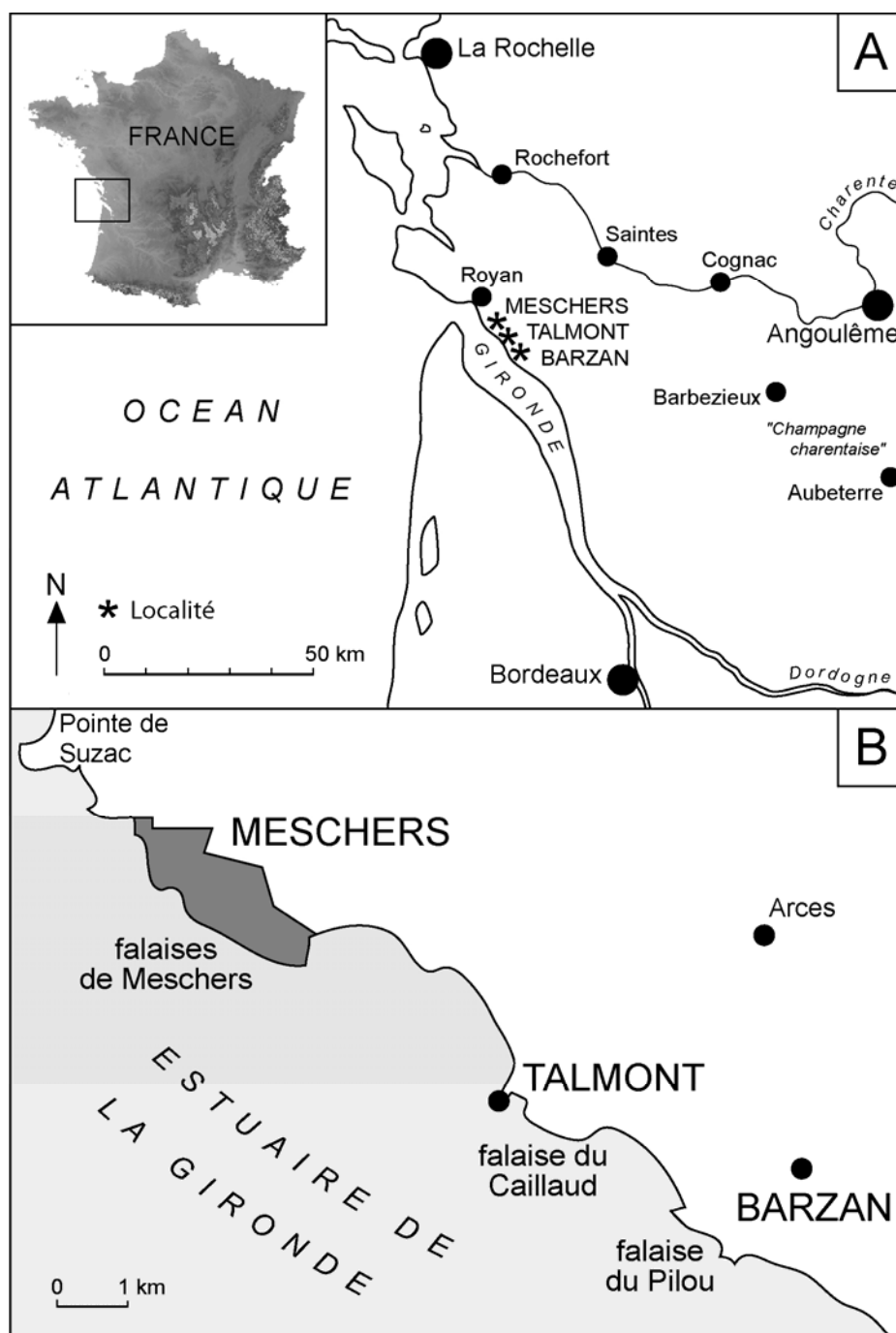


Figure 7.1. Cartes de localisation des sites étudiés. A : partie occidentale des Charentes montrant la situation de la Champagne charentaise, région du stratotype historique (Aubeterre). B : carte détaillée des falaises étudiées.

Concernant le matériel de sélaciens étudié dans ce travail, on distingue plus précisément trois sites se succédant stratigraphiquement entre les biozones CIV et CVIII :

- la falaise du Pilou, à Barzan, datée du Campanien moyen (sous-biozones CIVa et CIVb, biozone CV ;
- la falaise du Caillaud, à Talmont, datée du Campanien moyen (sous-biozone CIVb, biozones CV et CVI) ;
- les falaises de Meschers, datées du Campanien supérieur (biozones CVII et CVIII).

L'ensemble de ces falaises (Fig. 7. 3) est constitué par des calcaires marneux, parfois crayeux, à passées siliceuses ou glauconieuses, et presque toujours très fossilifères (spongiaires, bryozoaires, brachiopodes, lamellibranches, échinodermes). Des lumachelles d'huîtres pycnodontes [*Pycnodonte vesicularis* (Lamarck)] se concentrent principalement dans la partie supérieure de la série, où elles deviennent de plus en plus fréquentes, notamment dans la biozone CVIII. La stratigraphie et le contenu faunistique de ces trois sections ont été décrits en détail par Videt (2004). Les milieux de dépôts correspondent à des milieux de plate-forme, avec un maximum de profondeur atteint au cours de la biozone CV (Néraudeau & Villier, 1997). La région subit une émergence définitive à la fin du Campanien.

Le matériel étudié ci-dessous a été récolté directement sur le terrain, au cours des dix dernières années. La technique du lavage-tamissage n'a donné aucun résultat, du fait de la grande dispersion des dents dans le sédiment combinée avec l'absence de tout niveau condensé. L'état de conservation des dents est généralement bon, même si l'on trouve de nombreuses dents exemptes de racine.

Quelques restes de vertébrés (Pl. 19), non traités dans ce travail, ont aussi été découverts associés aux restes de sélaciens. Il s'agit d'holocéphales (?*Edaphodon*), d'actinoptérygiens [*Anomoeodus* (Pl. 19, Fig. 1, 2), *Enchodus* (Pl. 19, Fig. 3), *Cimolichthys*, *Stephanodus*, *Cylindracanthus*, téléostéens indéterminés], de mosasauridés [*Halisaurus*, *Plioplatecarpus* (Pl. 19, Fig. 5), *Prognathodon* (Pl. 19, Fig. 6)] et d'une tortue marine indéterminée (?*Protostegidae*) (Pl. 19, Fig. 4). Cette tortue est représentée par un plastron fragmentaire portant des marques de morsures causée par des requins, identiques à celles récemment décrites par Schwimmer *et al.* (1997) et Shimada & Hooks (2004).

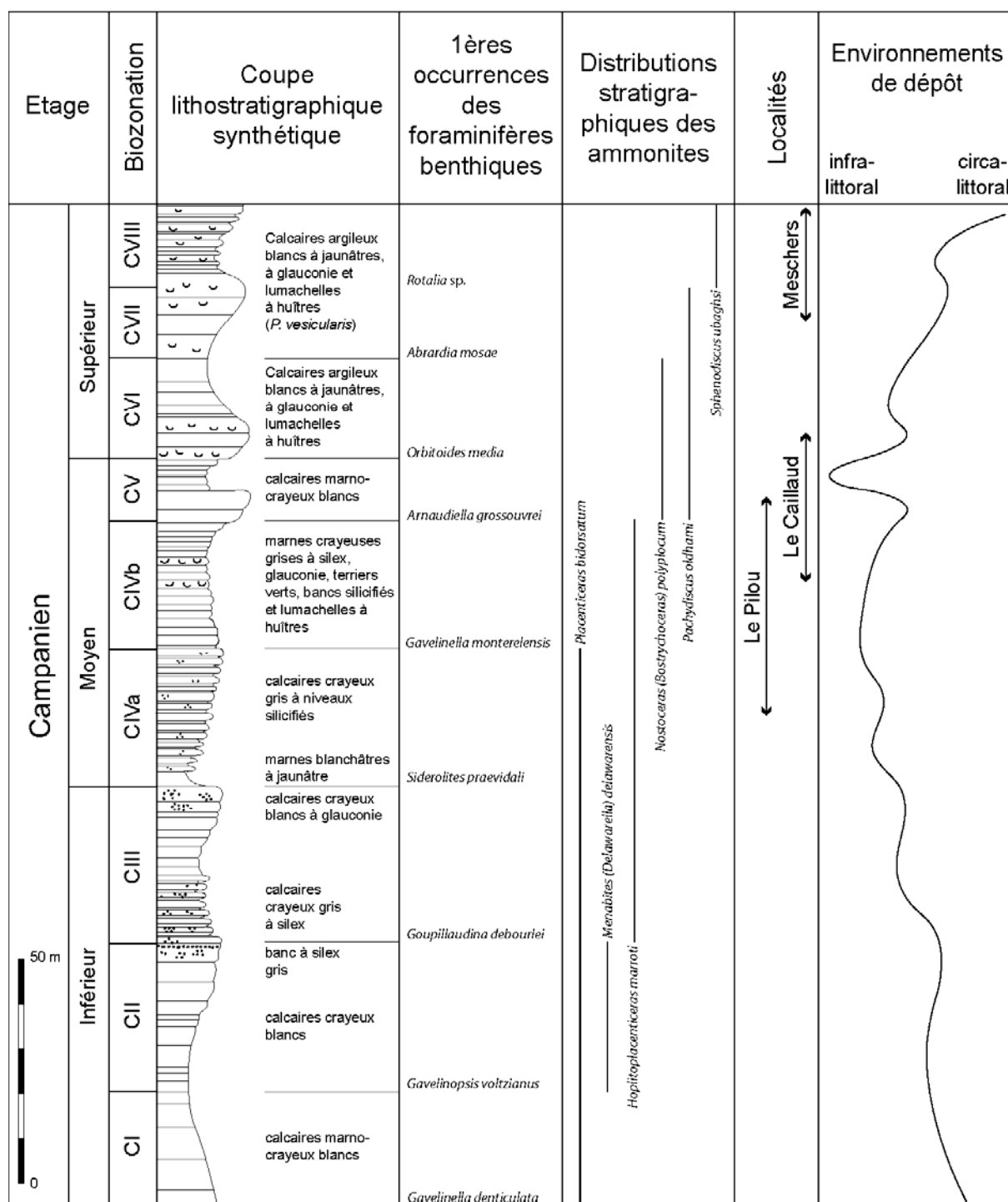


Figure 7.2. Coupe stratigraphique simplifiée, biozonation, lithologie, fossiles index et environnements de la série campanienne stratotypique.

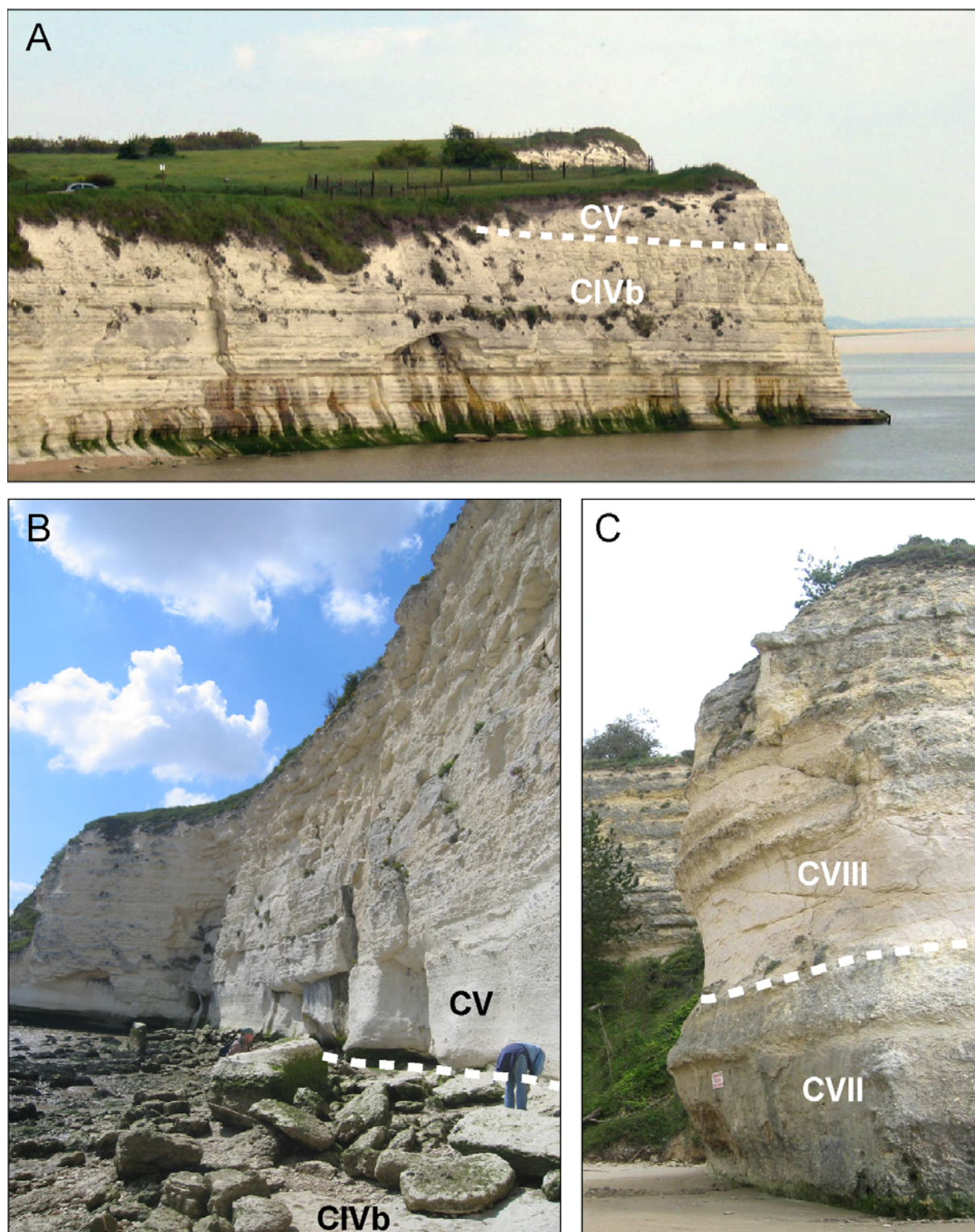


Figure 7.3. Affleurements visibles au niveau des falaises de l'estuaire de la Gironde, au sud de Royan. A : falaise du Pilou (Campanien moyen ; biozones CIVb et CV inférieure). B : falaise du Caillaud (Campanien moyen ; biozones CIVb supérieure et CV). C : falaise de la « conche des Nonnes », Meschers (Campanien supérieur ; biozones CVII et CVIII).

7.2. Systématique

La systématique et la terminologie utilisées sont celles adoptées par Cappetta (1987b).

Classe des Chondrichthyes Huxley, 1850

Sous-classe des Elasmobranchii Bonaparte, 1838

Subcohorte des Neoselachii Compagno, 1977

Super-ordre des Squatinomorphii Compagno, 1973

Ordre des Squatiniformes Buen, 1926

Famille des Squatinidae Bonaparte, 1858

Genre *Squatina* Duméril, 1906

Espèce-type : *Squalus squatina* Linnaeus, 1758.

***Squatina* cf. *hassei* Leriche, 1929**

Planche 14, Figure 1

1929 *Squatina hassei* Leriche, p. 206-208, p. 206, texte-figs 1-3.

1964 *Squatina hassei* Leriche ; Albers & Weiler, p. 14, figs 16-18.

1977 *Squatina hassei* Leriche ; Herman, p. 124, pl. 5, fig. 3.

Matériel : quatre dents : PIL 66-67, 103, CLD 26.

Provenance : Falaise du Pilou, Falaise du Caillaud.

Age : Campanien moyen (CIVa, CIVb et CV).

Description : La dent la mieux conservée (PIL 66) correspond à une dent antérieure, de petite taille (largeur : 3,5 mm ; hauteur : 2,5 mm) et présentant une cuspide pointue très comprimée labio-lingualement. En vue latérale, la face labiale est concave alors que la face linguale est convexe. La cuspide n'est inclinée ni labio-lingualement, ni mésio-distalement. En vue labiale, les talons non denticulés sont peu élevés et se détachent nettement de la cuspide. Le tablier est étroit et assez pointu. La racine, hémiaulacorhize, est comprimée mais présente cependant sur sa face supérieure une forte protubérance médio-linguale. De part et d'autre de cette protubérance, on observe une rangée de forams marginaux. La face basilaire de la racine est plane et possède un contour sub-losangique.

Discussion : Cette dent, malgré son usure post-mortem, est très proche de *Squatina hassei*, bien connue du Campanien et du Maastrichtien de Belgique et des Pays-Bas (Herman, 1977 ; obs. pers.). L'identification au niveau spécifique des dents de *Squatina* reste cependant délicate. Seule la découverte de nouvelles dents mieux conservées pourra confirmer l'attribution de la forme du Royannais à *S. hassei*. En revanche, les dents du genre *Squatina* se distinguent des dents squatinoïdes des genres *Cretorectolobus* Case, 1978 et *Cederstroemia* Siverson, 1995 par leur aspect moins trapu, leur cuspide mieux individualisée, leurs talons moins élevés et leur racine toujours hémiulacorhize.

Super-ordre des Galeomorphii Compagno, 1973

Ordre des Heterodontiformes Berg, 1937

Famille des Heterodontidae Gray, 1851

Genre *Heterodontus* Blainville, 1816

Espèce-type : *Squalus philippi* Schneider, 1801.

***Heterodontus* cf. *rugosus* (Agassiz, 1839)**

Planche 14, Figure 2

1839 *Acrodus rugosus* Agassiz, p. 148, pl. 22, figs 28, 29.

1964 *Heterodontus rugosus* (Agassiz) ; Albers & Weiler, p. 6, figs 6, 7.

1977 *Heterodontus rugosus* (Agassiz) ; Herman, p. 90, pl. 3, fig. 5.

Matériel : 18 dents : PIL 16-18, 75, 108, CLD 5-9, 37, 38, 45, 54-56, MSH 14, 15.

Provenance : Falaise du Pilou, Falaise du Caillaud, Falaises de Meschers.

Age : Campanien moyen (CIVa, CIVb et CV), Campanien supérieur (CVIII).

Description : Une dent antérieure (CLD 8), assez mal conservée, présente une couronne massive. La cuspide principale est munie d'une paire de denticules latéraux peu distincts, très réduits et arrondis. La face labiale est fortement convexe mésio-distalement et concave en vue latérale. Le tablier, endommagé, montre cependant au niveau de l'émail une structure alvéolée. Cette ornementation se transforme en rides fines et irrégulières dans le premier tiers

de la cuspidé. Le reste de la couronne, jusqu'à l'apex, est totalement lisse. La face linguale, lisse, et la racine sont très endommagées.

Une autre dent (CLD 9), de position latéro-antérieure, présente quant à elle une cuspidé principale conique très proéminente et dépourvue de denticules latéraux. De part et d'autre de cette cuspidé se développent des expansions latérales sub-horizontales sur lesquelles se prolongent les tranchants (seulement une des deux expansions est conservée). Ceci correspond à la formation de la crête transversale présente sur les dents plus latérales. Le tablier est réduit. La face labiale montre la même ornementation que la dent antérieure précédemment décrite. La face linguale est totalement lisse et on observe la présence d'une forte protubérance médio-linguale émaillée. Sur les expansions latérales, l'ornementation alvéolée a cependant tendance à s'étendre lingualement au-delà de la crête. La racine, endommagée sur ce spécimen, est hémiaulacorhize.

Les dents latéro-médianes peuvent atteindre une assez grande taille (jusqu'à 11 mm de largeur mésio-distale). La crête transversale est bien prononcée et présente dans sa partie médiane un renflement correspondant à un petit tubercule, généralement usé par l'activité durophage de l'animal. En vue occlusale, cette crête est sigmoïdale. La partie labiale de la couronne présente toujours une surface alvéolée. L'ornementation a ici gagné la totalité de la partie linguale, mais consiste ici en des plis perpendiculaires à la crête transversale. Ces plis sont généralement bifides, et peuvent, sur certaines dents, être remplacés dans la zone basilaire par les alvéoles. La racine, anaulacorhize, est généralement mal conservée.

Discussion : Les dents du Royannais sont pratiquement indiscernables des dents de *Heterodontus rugosus* du tuffeau de Maastricht (obs. pers.) avec lesquelles elles ont été comparées, surtout en ce qui concerne les dents latérales. *H. rugosus* est aussi présent dans le Campanien et le Maastrichtien de Belgique (Herman, 1977) et dans le Campanien d'Allemagne (Thies & Müller, 1993). Cette espèce est aussi très proche de *H. lonzeensis* (Santonien et Campanien de Belgique, Campanien d'Allemagne) au niveau de l'ornementation des dents antérieures, et de *H. havreensis* (Campanien de Belgique et d'Allemagne) au niveau des dents latérales. Au Sénonien supérieur, l'abondance de *Heterodontus* dans le domaine boréal (bassin anglo-franco-belge, Allemagne, Suède) contraste grandement avec son absence dans le domaine mésogéen (Espagne, Maroc). Sa découverte dans le Royannais, la plus méridionale à ce jour, étend les limites de sa distribution vers le sud. *Heterodontus* est également présent dans la partie sud-est de la Téthys

(Maastrichtien d'Israël), associé à des formes d'eau profonde (Squaliformes) et quelques genres boréaux (*Paraorthacodus*, *Pseudocorax*) (Lewy & Cappetta, 1989).

Ordre des Orectolobiformes Applegate, 1972

Famille des Ginglymostomatidae Gill, 1862

Genre *Plicatoscyllium* Case & Cappetta, 1997

Espèce-type : *Plicatoscyllium deramei* Case & Cappetta, 1997.

***Plicatoscyllium globidens* (Cappetta & Case, 1975a)**

Planche 14, Figure 3

- 1975 *Ginglymostoma globidens* ; Cappetta & Case, p. 12, pl. 9, fig. 24-25 et texte-fig. 6.
- 1984 *Ginglymostoma globidens* Cappetta & Case ; Lauginiger, p. 142, pl. 2, fig. 16-17.
- 1987 *Gynglimostoma globidens* Cappetta & Case ; Case, p. 17, pl. 5, fig. 6-8.
- 1988 *Ginglymostoma globidens* Cappetta & Case ; Case & Schwimmer, p. 294, fig. 4.13-4.16.
- ?1991 *Ginglymostoma globidens* Cappetta & Case ; Case, p. 2, pl. 1, fig. 1.
- 2004 *Plicatoscyllium globidens* (Cappetta & Case) ; Case & Cappetta.

Matériel : deux dents : PIL 116, CLD 64.

Provenance : Falaise du Pilou.

Age : Campanien moyen (CIVb et CV).

Description : L'unique dent complète (PIL 116), assez mal conservée, correspond à une dent latéro-antérieure, symétrique et plus large que haute. La cuspidé principale, dont l'extrémité est fortement arasée, est flanquée d'une paire de denticules relativement bien détachés, à la base desquels on peut observer l'ébauche, très discrète, d'une seconde paire de denticules. La face labiale possède un large tablier, simple et assez peu proéminent. La partie inférieure de cette face est étalée labialement, ce qui forme, vu de profil, une forte concavité. Le bourrelet basilo-labial montre un net épaissement au niveau du tablier. L'ornementation de la couronne, très réduite, semble se limiter à deux ou trois plis présents dans la partie supérieure de la face labiale. L'usure de la cuspidé principale ne permet pas de donner une description plus précise de l'ornementation. La protubérance médio-linguale de la couronne et la racine ont été mal conservées et ne peuvent donc être décrites.

Discussion : Initialement rangée au sein du genre *Ginglymostoma*, cette espèce est désormais placée par Cappetta & Case (2004) dans le genre *Plicatoscyllium* Case & Cappetta, 1997, comme l’avaient d’ailleurs suggéré Noubhani & Cappetta (1997). En effet, ce dernier genre est caractérisé par ses dents de relative petite taille, par son ornementation réduite à quelques plis (ou crêtes) présents entre les régions médiane et apicale de la face labiale, ainsi que par le nombre restreint de paires de denticules (de une à trois paires). *P. globidens*, qui n’était connu que dans le Campanien médio-supérieur et le Maastrichtien inférieur nord-américain, voit sa répartition paléogéographique s’étendre à l’Europe.

Ordre des Lamniformes Berg, 1958

Famille des Anacoracidae Casier, 1947

Genre *Squalicorax* Whitley, 1939

Espèce-type : Corax pristodontus Agassiz, 1843.

***Squalicorax kaupi* (Agassiz, 1843)**

Planche 14, Figure 5

Pour la synonymie et la bibliographie, voir Cappetta & Case (1975a), Herman (1977), Siverson (1992a) ; add :

- 1843 *Corax kaupi* Agassiz, p. 225, pl. 26a, figs 25-34 ; pl. 26, figs 4-8.
- 1977 *Squalicorax kaupi* (Agassiz) ; Herman, p. 107, pl. 4, fig. 2.
- 1989 *Squalicorax kaupi* (Agassiz) ; Müller, p. 43, fig. 10.
- 1989 *Squalicorax kaupi* (Agassiz) ; Williamson *et al.*, p. 239, fig. 2f-g.
- 1992a *Squalicorax kaupi* (Agassiz) ; Siverson, p. 548, pl. 5, figs 5-18.
- 1993 *Squalicorax kaupi* (Agassiz) ; Welton & Farish, p. 118, figs 1-5.
- 1999 *Squalicorax kaupi* (Agassiz) ; Cappetta & Corral, p. 345, pl. 1, figs 2, 3.
- 2000 *Squalicorax kaupi* (Agassiz) ; Bardet *et al.*, p. 276, fig. 4m, o.
- 2001 *Squalicorax kaupi* (Agassiz) ; Cappetta & Odin, p. 647, pl. 1, fig. 1.
- 2001 *Squalicorax kaupi* (Agassiz) ; Gottfried *et al.*, p. 494, fig. 2g.
- 2002 *Squalicorax kaupi* (Agassiz) ; Antunes & Cappetta, p. 119, pl. 7, figs 9-12 ; pl. 8, figs 4, 5.

Matériel : 40 dents : PIL 1, 2, 3, 15, 68, 70, 71, 81-84, 86, 90, 97, 100, 102, 105, CLD 1-3, 21, 28, 46, 57-59, MSH 31, 33, 34, MSH 44. Nombreuses dents incomplètes.

Provenance : Falaise du Pilou, Falaise du Caillaud, Falaises de Meschers.

Age : Campanien moyen (CIVa, CIVb et CV), Campanien supérieur (CVIII).

Description : Ces dents, très souvent décrites (voir synonymie) et reconnaissables par leur morphologie de type *Galeocerdo*, sont caractérisées par des tranchants dentelés, une forte compression labio-linguale, un talon distal bien distinct et un tranchant mésial gibbeux. Leur taille est relativement petite, avec une moyenne de l'ordre de la dizaine de mm. Les dents antérieures (PIL 71) sont plus hautes que larges. Ce n'est plus le cas pour les dents latérales, sur lesquelles on observe aussi une légère diminution de la gibbosité du tranchant mésial. Une dent symphysaire (PIL 11) présente une couronne triangulaire, sans talon distal. La racine anaulacorhize, relativement épaisse, est environ deux fois plus haute du côté lingual que du côté labial. Les lobes sont très peu ou pas différenciés.

Discussion : Cette espèce cosmopolite, très bien connue, constitue un élément quasi constant des faunes de sélaciens campaniennes. Deux dents de plus grande taille (PIL 1 et PIL 71), mais présentant encore les caractéristiques de *S. kaupi*, correspondent aux formes intermédiaires situées à la limite *S. kaupi* - *S. pristodontus*. Siverson (1992 ; pl. 5, fig. 7-8, 11-12 et 17-18) figure d'ailleurs le même type de dents et les considère aussi comme étant très proches de *S. pristodontus*.

***Squalicorax pristodontus* (Agassiz, 1843)**

Planche 14, Figures 7-10

Pour la synonymie et la bibliographie, voir Cappetta & Case (1975), Herman, 1977 ; add :

- 1843 *Corax pristodontus* Agassiz, p. 224, pl. 26, figs 9-13.
- 1975 *Squalicorax pristodontus* (Agassiz) ; Cappetta & Case, p. 8, pl. 7, figs 30-41.
- 1993 *Squalicorax pristodontus* (Agassiz) ; Welton & Farish, p. 119, figs 1, 2.
- 1999 *Squalicorax pristodontus* (Agassiz) ; Cappetta & Corral, p. 345, pl. 1, fig. 1.
- 2000 *Squalicorax pristodontus* (Agassiz) ; Bardet *et al.*, p. 276, fig. 4p-r.
- 2001 *Squalicorax pristodontus* (Agassiz) ; Gottfried *et al.*, p. 494, fig. 2h.

Matériel : quatre dents : CLD 4, 29, 47, MSH 10.

Provenance : Falaise du Caillaud, Falaises de Meschers.

Age : Campanien moyen (CV), Campanien supérieur (CVIII).

Description : Cette espèce se distingue principalement de la précédente par ses dents de taille beaucoup plus importante et l'atténuation du talon distal, celui-ci ayant tendance à se fondre dans la couronne (CLD 4). La dent provenant de Meschers (MSH 21) montre, en vue latérale,

une courbure (face labiale concave et face linguale convexe) typique de certaines dents de cette espèce, comme celle figurée par Welton & Farish (1993 ; p. 119, fig. 1). La compression labio-linguale de la racine est plus prononcée que chez *S. kaupi*.

Discussion : L'attribution des dents de grandes tailles provenant de la falaise du Pilou (biozone CIVa) à *S. kaupi* plutôt qu'à *S. pristodontus* demeure toujours pour le moment plus ou moins arbitraire. Par contre, il ne fait aucun doute quant à l'appartenance de certaines dents de la biozone CV ou CVIII à *S. pristodontus* (CLD 4 ou MSH 10). Cette espèce reste cependant toujours nettement plus rare dans le Royannais que *S. kaupi*. Des dents présentant une morphologie particulière sont ici attribuées avec doute à *S. pristodontus* (CLD 29, CLD 47), mais pourraient correspondre à une espèce encore non définie. Seuls *S. kaupi* et *S. pristodontus* sont considérés dans cette étude, dans l'attente d'une révision complète du genre.

Genre *Pseudocorax* Priem, 1897

Espèce-type : Corax affinis Münster, in Agassiz, 1843.

***Pseudocorax laevis* (Leriche, 1906)**

Planche 14, Figure 6

1906 *Peudocorax affinis* var. *laevis* Leriche, p. 80.

1977 *Pseudocorax laevis* Leriche ; Herman, p. 114, pl. 4, fig. 4.

Matériel : 12 dents : PIL 35, 36, 91, 92, 96, 99, CLD 10, 11, 24, 25, 61-63.

Provenance : Falaise du Pilou, Falaise du Caillaud.

Age : Campanien moyen (CIVa, CIVb et CV).

Description : Les dents, de taille moyenne (jusqu'à 11 mm), sont très comprimées labio-lingualement et présentent des tranchants convexes non dentelés. Les dents antérieures (CLD 10) montrent une cuspide droite, à la base de laquelle se trouvent une paire de denticules latéraux. Ceux-ci sont arrondis et largement soudés à la cuspide principale. Les dents latérales se rapprochent plus de la morphologie des *Squalicorax* : la cuspide principale s'incline vers la commissure, le denticule mésial tend le plus souvent à disparaître pour ne former qu'un très léger mamelon, et le denticule distal forme alors le talon distal bien caractéristique des Anacoracids. Cependant, la cuspide reste toujours relativement étroite, ce qui confère au

dents de *Pseudocorax* une allure plus gracile que celles de *Squalicorax*. La racine ne présente des lobes assez bien différenciés que sur les dents antérieures. On observe une légère protubérance médio-linguale, d'où part un sillon étroit mais bien marqué.

Discussion : Cette espèce se distingue nettement de l'espèce maastrichtienne *P. affinis* Agassiz par son absence de dentelure, ainsi que de l'autre espèce campano-maastrichtienne, *P. granti* Cappetta & Case, par sa taille plus importante et sa morphologie plus robuste. *P. laevis* est bien représenté dans le Campanien du bassin anglo-franco-belge où il apparaît au Turonien (Herman, 1977). Il est également présent dans le Campanien de Suède, ainsi que du Coniacien au Maastrichtien en Amérique du Nord (Hamm, 2001 ; Cappetta & Case, 2004). Le genre *Pseudocorax* est également présent dans certaines régions téthysiennes, telles que le Maroc et Israël (Arambourg, 1952 ; Lewy & Cappetta, 1989).

Landemaine (1991) émet l'hypothèse selon laquelle *P. laevis* serait issu d'une population de *Carcharias amonensis*. La résorption des denticules et la formation d'un talon distal aurait alors selon lui abouti à une convergence évolutive avec les Anacoracidés, tels que *Squalicorax*. Les relations phylogéniques des différents Anacoracidés restent donc très mal définies, à l'image de l'origine et de la position systématique controversées du genre *Pseudocorax*.

Famille des Odontaspidae Müller & Henle, 1839

Genre *Carcharias* Rafinesque, 1810

Espèce-type : *Carcharias taurus* Rafinesque, 1810.

Carcharias latus (Davis, 1890)

Planche 15, Figures 1, 2

1890 *Scapanorhynchus latus* Davis, p. 386, pl. 38, figs 14-17.

1890 *Scapanorhynchus tenuis* Davis (partim), pl. 38, fig. 12, non figs 10, 11, 13.

1977 *Scapanorhynchus? subulatus* (Agassiz) ; Herman (partim), p. 185, pl. 7, fig. 5b, non fig. 5a.

1992a *Carcharias latus* (Davis) ; Siverson, p. 538, pl. 3, figs 7-14.

Matériel : 11 teeth: PIL 19-24, 73, 74, 79, 88, 101.

Provenance : Falaise du Pilou, Falaise du Caillaud.

Age : Campanien moyen (CIVa et CIVb).

Description : Ces dents, d'assez grande taille (jusqu'à 20 mm), présentent une couronne effilée, relativement étroite. La face linguale est pratiquement plane, et la face labiale est convexe. Les dents antérieures (PIL 20) possèdent une cuspide droite munie d'une paire de petits denticules acérés et recourbés lingualement. La face linguale est totalement lisse, tandis que la face labiale montre une très légère striation basilaire, composée de très courts plis verticaux et généralement localisée sous les denticules. La zone basilaire labiale présente aussi dans sa partie médiane un pincement de l'émail. La racine possède deux lobes bien distincts, et la protubérance médio-linguale, bien prononcée, est divisée par un net et profond sillon.

Sur les dents latérales (PIL 19), plus larges mésio-distalement et plus planes labio-lingualement, on observe le plus souvent l'apparition d'une seconde paire de denticules latéraux de très petite taille. Les denticules sont moins acérés que sur les dents antérieures et s'élargissent pour devenir triangulaires. La striation basilaire labiale, très fine, est cependant plus nette que sur les dents antérieures et a tendance à être présente sur toute la largeur de la couronne. Contrairement aux dents latérales inférieures, qui restent relativement droites, les dents latérales supérieures s'inclinent assez nettement vers la commissure.

Discussion : Ces dents du Campanien moyen du Royannais correspondent parfaitement à la description donnée par Siverson (1992a) au sujet d'une population de *C. latus* du Campanien du bassin de Kristianstad (Suède). Cet auteur signale aussi la présence de cette espèce dans le Campanien de Belgique, figurée par Herman (1977) sous le nom de *Scapanorhynchus ? subulatus*. Sa découverte dans le sud-ouest de la France étend considérablement sa répartition paléogéographique vers le sud.

***Carcharias adneti* Vullo, 2005**

Planche 15, Figures 3-7

2001 *Carcharias* sp. ; Cappetta & Odin, p. 650, pl. 1, fig. 5.

Matériel : 25 dents : PIL 50-65, 80, 95, 106, 110, CLD 17, 18, 39, 40, 48. Nombreuses dents incomplètes.

Étymologie : espèce dédiée au Dr. Sylvain Adnet pour son aide au cours de ce travail.

Holotypes : CLD 48.

Paratypes : PIL 50, PIL 60, PIL 80, PIL 95, CLD 17.

Localité-type et horizon stratigraphique : Campanian moyen (CIV) de Barzan, falaise du Pilou (Charente-Maritime, France).

Autres occurrences : Campanien moyen (CIV et CV) du Caillaud, Campanien supérieur de Tercis (Landes, sud-ouest de la France).

Diagnose : Les dents de cette espèce sont de petite taille (n'excédant jamais 8 mm) et présentent une couronne comprimée à face labiale plane et à face linguale légèrement convexe. La cuspide principale est flanquée d'une paire de denticules latéraux triangulaires. Ceux-ci sont larges et relativement peu élevés. Une seconde paire de denticules très réduits a tendance à apparaître sur les dents latérales inférieures. La cuspide principale des dents latérales supérieures s'incline nettement vers la commissure. La face labiale est toujours totalement lisse et présente sur les dents antérieures supérieures un bourrelet basilaire surplombant la racine. La face linguale est quant à elle ornée de très légers plis verticaux irréguliers atteignant le premier tiers de la cuspide. Ces plis sont plus ou moins marqués et nombreux (jusqu'à une quarantaine) selon la position de la dent dans la mâchoire. Certaines dents semblent même avoir une face linguale dépourvue de toute ornementation. Les lobes de la racine sont assez courts, avec une face basale aplatie ou légèrement convexe. Le bord basilaire forme un net « V » inversé.

Description : L'holotype (CLD 48) correspond à une dent supérieure latérale. Elle présente une couronne comprimée inclinée vers la commissure. La face labiale est plane et la face linguale est légèrement convexe. La cuspide principale est munie d'une paire de denticules latéraux triangulaires, relativement larges et faiblement divergents. La face labiale est complètement lisse et présente un bourrelet basal surmontant la racine. La face linguale porte quant à elle de courts plis verticaux, très peu marqués. La racine montre une protubérance médio-linguale bien marquée, avec un profond sillon. Les lobes sont bien différenciés, formant une encoche anguleuse. Une petite dent inférieure latérale (PIL 60) possède une minuscule paire additionnelle de denticules latéraux. La racine a une protubérance moins prononcée, des lobes moins distincts et une face basale plane. Sur les dents antérieures (PIL 95, CLD 17), la cuspide principale et les denticules sont à la fois plus érigés et plus étroits.

Discussion : Plusieurs espèces du genre *Carcharias* sont connues des dépôts campaniens et maastrichtiens, notamment en Europe et en Amérique du Nord. Les dents de *Carcharias latus* (Davis, 1890), *C. gracilis* (Davis, 1890) *sensu* Reynders (cf. Cappetta & Corral, 1999), *C. steineri* (Case, 1987) et *C. sanguinei* (Case, 1978) possèdent des plis labiaux plus ou moins marqués. *Carcharias samhammeri* (Cappetta & Case, 1975), *C. heathi* Case & Cappetta, 1997 et *C. aasenensis* Siverson, 1992a ont une couronne lisse sur les deux faces. Toutes ces espèces se distinguent donc facilement de *C. adneti* Vullo, 2005. Trois espèces, *C. hardingi*, *C. holmdelensis* (Cappetta & Case, 1975) [= *C. cheathami* (Case, 1987)] et *C. tenuis* (Davis, 1890 *non* Agassiz, 1843) ressemblent à *C. adneti*, par leur ornementation réduite à la face linguale. Cependant, les dents de *Carcharias hardingi* sont plus grandes, plus robustes, et ont des denticules latéraux relativement moins développés. Les lobes de la racines sont également moins distincts. Les dents de *C. holmdelensis* ont des plis plus forts et plus longs, et des denticules plus effilés. Enfin, les dents de *C. tenuis* ont des denticules larges est triangulaires, clairement attachés à la cuspide principale.

Une dent figurée par Cappetta & Odin (2001) sous le nom de *Carcharias* sp., du Campanien supérieur de Tercis (Landes), correspond parfaitement à la description de *C. adneti* et est ici attribuée à cette nouvelle espèce.

Famille des Serratolamnidae Landemaine, 1991

Genre *Serratolamna* Landemaine, 1991

Espèce-type : *Lamna serrata* Agassiz, 1843.

Serratolamna khderii (Zalmout & Mustapha, 2001)

Planche 15, Figures 8, 9

- 1952 *Scapanorhynchus tenuis* Davis ; Arambourg, p. 52, pl. 4, figs 1-20
- 2001 *Carcharias khderii* Zalmout & Mustafa, p. 388, pl. 1, figs 1-3.
- 2001 *Serratolamna serrata* (Agassiz) ; Zalmout & Mustafa, p. 392, pl. 1, figs 4, 5.
- 2002 Odontaspidae indét. ; Antunes & Cappetta, p. 122, pl. 8, figs 6-12.

Matériel : 13 dents : MSH 1-9, 12, 40-42.

Provenance : Falaises de Meschers.

Age : Campanien supérieur (CVIII).

Description : Une dent latéro-antérieure supérieure (MSH 3), de taille moyenne (10 mm), présente une cuspidé triangulaire assez étroite, légèrement inclinée vers la commissure et très comprimée labio-lingualement. Seule la face linguale est légèrement bombée. Cette cuspidé est munie d'un denticule mésial et de deux denticules distaux. Ces denticules sont triangulaires, relativement larges et comprimés labio-lingualement. Le denticule mésial est droit et possède un tranchant mésial concave. Le premier denticule distal est, comme la cuspidé principale, légèrement orienté vers la commissure. Le deuxième denticule distal, de morphologie identique au premier, reste quant à lui très réduit. La face labiale de la couronne est totalement lisse. Sur la face linguale, la cuspidé principale présente quelques plis verticaux très peu saillants et localisés dans la partie médiane de la zone basilaire. La racine, peu épaisse, présente une légère protubérance linguale portant un net sillon. On observe aussi une dépression médio-labiale. Le bord basilaire montre une large échancrure. La face basilaire est relativement plane, surtout à l'extrémité des lobes.

Une dent latérale inférieure (MSH 1) diffère de la dent décrite précédemment par sa cuspidé droite et sa striation basilaire linguale plus marquée. La face labiale de la couronne présente un net bourrelet basilaire surplombant la racine. Les denticules, deux mésiaux et trois distaux, sont divergents. Les denticules de la première paire ont une taille nettement supérieure à celle des denticules plus marginaux. La racine présente une protubérance linguale plus marquée et un sillon plus profond. L'échancrure basilaire est nettement plus concave et les lobes sont plus aplatis labio-lingualement.

Discussion : Cette espèce a été récemment décrite du Maastrichtien inférieur de Jordanie (Zalmout & Mustafa, 2001) et attribuée au genre *Carcharias*. Zalmout & Mustafa ont aussi figuré une petite dent de *Serratolamna serrata* Agassiz. L'observation d'un grand nombre de dents similaires du Maastrichtien inférieur du Maroc, décrites sous le nom de *Scapanorhynchus tenuis* par Arambourg (1952), nous permet de conclure qu'elles correspondent en fait à un seul et unique taxon : *Serratolamna khderii*. Cette espèce diffère de l'espèce-type *S. serrata* par sa plus petite taille et par la présence de plis linguaux plus ou moins marqués sur la plupart des dents. La diagnose donnée par Landemaine (1991, p. 14) pour le genre *Serratolamna* doit donc être corrigée sur ce point : « Cuspidé ne présentant pas d'ornementation, même à l'état vestigial ». En effet, ce dernier caractère n'est pas suffisamment diagnostique. *S. khderii* correspond à la plus ancienne espèce connue du genre, et est sûrement à l'origine des formes maastrichtiennes *S. serrata* et *S. caraibaea* (Leriche). Les spécimens du Campanien supérieur de Meschers doivent être attribués à cette espèce, tout

comme les dents attribuées à un Odontaspididae indéterminé par Antunes & Cappetta (2002) et provenant du Campanien supérieur-Maastrichtien inférieur d'Angola. Enfin, le « petit odontaspidé » du Maastrichtien inférieur de Syrie signalé par Bardet *et al.* (2000) sous le nom de *Carcharias* sp. correspond également à cette espèce.

Famille des Cretoxyrhinidae Glikman, 1958

Genre *Cretolamna* Glikman, 1958

Espèce-type : *Otodus appendiculatus* Agassiz, 1843.

***Cretolamna appendiculata* (Agassiz, 1843)**

Planche 14, Figure 4

Pour la synonymie et la bibliographie, voir Herman, 1977 et Siverson, 1992 ; add :

- 1843 *Otodus appendiculatus* Agassiz (partim), p. 270, pl. 32, figs 2-8, 10-14, 16, 19, 20, 22-25, non figs 1, 9, 15, 17, 18, 21.
- 1964 *Lamna appendiculata* (Agassiz) ; Albers & Weiler, p. 10, fig. 20.
- 1977 *Cretolamna appendiculata* (Agassiz) ; Herman, p. 210, pl. 9, figs 2-4.
- 1992a *Cretolamna appendiculata* (Agassiz) ; Siverson, p. 528, pl. 1, figs 1-17.
- 1993 *Cretolamna appendiculata* (Agassiz) ; Welton & Farish, p. 103, figs 1-5.
- 1993 *Cretolamna appendiculata* (Agassiz) ; Williamson *et al.*, p. 454, fig. 6.1-6.
- 1996 *Cretolamna appendiculata* (Agassiz) ; Siverson, p. 828, pl. 3, figs 1-8.
- 1999 *Cretolamna appendiculata* (Agassiz) ; Cappetta & Case, p. 22, pl. 6, fig. 10, text-figs 5, 6.
- 1999 *Cretolamna appendiculata* (Agassiz) ; Cappetta & Corral, p. 346, fig. 3.
- 2000 *Cretolamna* cf. *appendiculata* (Agassiz) ; Bardet *et al.*, p. 276, fig. 4f-g.
- 2001 *Cretolamna appendiculata* (Agassiz) ; Gottfried *et al.*, p. 495, fig. 2j.
- 2002 *Cretolamna appendiculata* (Agassiz) ; Antunes & Cappetta, p. 119, pl. 10, figs 8-13.

Matériel : 17 dents : PIL 25-28, 69, 78, 85, 111-113, CLD 12-14, 41, 42, 44, 60.

Provenance : Falaise du Pilou, Falaise du Caillaud.

Age : Campanien moyen (CIVa, CIVb et CV).

Description : Cette espèce présente des dents de grande taille (jusqu'à 34 mm). Les dents antérieures possèdent une couronne triangulaire, assez large mésio-distalement et relativement comprimée labio-lingualement. La face linguale reste cependant nettement plus convexe que la face labiale, qui est pratiquement plane. Ces deux faces sont entièrement lisses. Les

denticules, bien détachés de la cuspidé principale, légèrement divergents et toujours au nombre d'une paire, sont eux aussi larges et triangulaires. La racine est massive et sa protubérance linguale ne présente aucun sillon (anaulacorhizie secondaire). Les lobes sont relativement bien distincts.

Les dents latérales subissent un élargissement mésio-distal et une compression labio-linguale par rapport aux dents antérieures. La cuspidé principale des dents latérales supérieures s'incline vers la commissure. La taille des denticules augmente (le mésial est plus grand que le distal) et ceux-ci deviennent plus larges que hauts. Une dent latérale inférieure (PIL 25) présente sur sa face labiale de très courts plis basilaires, plutôt localisés sous les denticules. La racine a tendance à prendre une forme quadrangulaire, et malgré une atténuation de sa protubérance linguale, elle reste épaisse et massive, avec une face basilaire convexe. Une dent supérieure latérale (PIL 85) possède des denticules latéraux dont les tranchants sont crénelés.

Discussion : Cette espèce cosmopolite est relativement peu fréquente dans le Royannais, où elle ne semble d'ailleurs pas atteindre le Campanien supérieur. Des trois sous-espèces définies par Herman (1977), *C. appendiculata appendiculata*, *C. appendiculata pachyrhiza* et *C. appendiculata lata*, les dents étudiées correspondraient plutôt à *C. appendiculata pachyrhiza*. Elles sont en effet morphologiquement très proches, de par leurs denticules divergents, des populations attribuées à cette sous-espèce et provenant du Campanien de la Craie d'Obourg (Belgique) et du bassin de Kristianstad (Suède) (Herman, 1977 et Siverson, 1992). Cependant, l'utilisation de taxon sub-spécifiques en paléontologie demeure douteuse et ne sera pas considérée ici.

***Cretolamna* sp.**

Planche 15, Figure 11

?2001 *Cretolamna* cf. *appendiculata* (Agassiz) ; Cappetta & Odin, p. 649, pl. 1, fig. 4.

Matériel : deux dents : PIL 77, CLD 23.

Provenance : Falaise du Pilou, Falaise du Caillaud.

Age : Campanien moyen (CIVb et CV).

Description : La dent la plus caractéristique (CLD 23) est plus haute que large. Il s'agit sûrement d'une dent antéro-latérale supérieure. Sa cuspidé, relativement étroite et inclinée

vers la commissure, est très comprimée labio-lingualement. Les faces labiale et linguale présentent le même degré de convexité et sont totalement lisses. La cuspidé est flanquée d'une paire de denticules divergents disproportionnés. Ceux-ci atteignent le premier tiers de la couronne. Ils sont aussi très comprimés, de forme triangulaire et entièrement lisses. L'apex du denticule mésial est nettement arrondi. L'autre denticule, pointu et légèrement plus petit, est nettement incliné vers la commissure. Ses tranchants mésial et distal sont respectivement convexe et concave. L'hypertrophie des denticules amène ces derniers à légèrement chevaucher la face labiale de la cuspidé.

La racine présente un contour pratiquement quadrangulaire. Une petite encoche sur le bord basilaire et une légère dépression médio-labiale laissent cependant deviner la présence des deux lobes radiculaires très diminués. La protubérance linguale est peu saillante et la face basilaire relativement plane, sans sillon.

Discussion : Ces dents, à moins qu'il ne s'agisse d'un phénomène tératologique, se distinguent nettement de *C. appendiculata* par leur plus forte compression labio-linguale, ainsi que par l'hypertrophie et la morphologie particulière des denticules : denticule mésial présentant un apex arrondi ; denticule distal pointu et recourbé vers la commissure. Enfin, il est intéressant de noter qu'un tel développement des denticules se retrouve aussi chez *Cretolamna biauriculata nigeriana* du Maastrichtien du Niger (Cappetta, 1972). Cette sous-espèce est d'ailleurs très proche de la forme royannaise, dont elle diffère principalement par le développement d'une seconde paire de denticules. Une dent incomplète du Campanien de Tercis (Landes) (Cappetta & Odin, 2001) présente les mêmes particularités morphologiques au niveau du denticule distal, et pourrait correspondre au même taxon que la forme du Campanien du Royannais.

Genre *Protolamna* Cappetta, 1980

Espèce-type : Protolamna sokolowi Cappetta, 1980.

***Protolamna borodini* (Cappetta & Case, 1975a)**

Planche 15, Figure 10

Pour la synonymie et la bibliographie, voir Siverson, 1992 ; add :

1975 *Plicatolamna borodini* Cappetta & Case, p. 23, pl. 3, figs 1-9.

1992a *Cretodus borodini* (Cappetta & Case) ; Siverson, p. 534, pl. 2, figs 21, 22.

2004 *Protolamna borodini* (Cappetta & Case) ; Case & Cappetta.

Matériel : dix dents : PIL 31-34, 87, 94, 98, CLD 15, 16, 31.

Provenance : Falaise du Pilou, Falaise du Caillaud, Falaises de Meschers.

Age : Campanien moyen (CIVa, CIVb et CV), Campanien supérieur (CVIII).

Description : Une dent latéro-antérieure (PIL 31), mesurant 11 mm, possède une cuspide large à sa base, mais devenant rapidement étroite. Celle-ci est flanquée d'une paire de denticules acérés et très divergents, nettement unis aux tranchants de la cuspide. Une seconde paire de minuscules denticules se développe. L'ensemble de la couronne présente une face labiale légèrement convexe et une face linguale très convexe. La cuspide principale possède des tranchants concaves. Sa face linguale est totalement lisse, ce qui n'est pas le cas pour les denticules, où l'on peut observer quelques légers plis verticaux. La face labiale présente, sur toute la largeur de la couronne, une vingtaine de plis basilaires verticaux, courts et très prononcés. Ces plis prennent en fait naissance juste au-dessus de la base de la couronne, et s'atténuent dans la partie médiane. Le bord basilaire labial est très concave. La racine est très haute (plus de la moitié de la hauteur totale de la dent en vue linguale). Elle possède une très forte protubérance linguale, dépourvue de sillon. Les lobes, bien distincts, sont sub-parallèles et légèrement comprimés mésio-distalement. La lunule est nette.

Sur les dents latérales et les dents de jeunes individus, des plis fins, peu saillants et peu nombreux, apparaissent sur la face linguale de la cuspide principale. Par rapport aux dents antérieures de grande taille, les plis labiaux montent nettement plus haut, les denticules sont moins divergents et les lobes radiculaires subissent une légère réduction.

Discussion : Cette espèce, jusqu'à présent placée dans le genre *Cretodus*, présente cependant toutes les caractéristiques du genre *Protolamna* (voir Cappetta, 1980 pour la diagnose du genre). L'espèce « *C.* » *borodini* doit donc lui être attribuée. Les dents de *Protolamna* se rencontrent du Barrémien inférieur (Kriwett, 1999) au Maastrichtien supérieur (Welton & Farish, 1993). Cappetta (1987b) signale la présence d'une espèce de *Cretodus*, "de petite taille", dans le Maastrichtien supérieur du Maroc. Il s'agit là aussi d'une espèce appartenant à *Protolamna* (Cappetta, comm. pers.). En Europe, *P. borodini* est présent avec certitude dans le Campanien de Suède (Siverson, 1992). Dans un article traitant d'un holocéphale du Maastrichtien supérieur de Belgique, Duffin & Reynders (1995) citent *Cretodus* cf. *borodini*.

Aujourd'hui connu par six espèces, *Protolamna* est longtemps resté un genre monospécifique du fait de l'attribution de certaines de ses espèces (*P. compressidens*, *P. borodini*) à d'autres genres. Si l'on y ajoute les nombreuses espèces encore non décrites, on se rend compte que *Protolamna* fut en réalité un élément important des faunes de sélaciens crétacées.

Famille des Alopidae Bonaparte, 1838

Genre *Paranomotodon* Herman in Cappetta & Case, 1975a

Espèce-type : *Oxyrhina angustidens* Reuss, 1845.

***Paranomotodon* sp.**

Planche 16, Figure 1

- 1845 *Oxyrhina angustidens*, Reuss, p. 6, pl. 3, figs 7-13.
1964 *Isurus* cf. *angustidens* (Reuss) ; Albers & Weiler, p. 9, fig. 33.
?1975 *Paranomotodon* cf. *angustidens* (Reuss) ; Cappetta & Case, p. 24, pl. 5, figs 1-10.
1977 *Paranomotodon angustidens* (Reuss) ; Herman, p. 189, pl. 7, fig. 7.
1992a *Paranomotodon* sp. ; Siverson, p. 546, pl. 5, figs 3, 4.

Matériel : 18 dents : PIL 37-49, 72, 89, 109, 114, CLD 43, MSH 11.

Provenance : Falaise du Pilou, Falaise du Caillaud, Falaises de Meschers.

Age : Campanien moyen (CIVa et CIVb), Campanien supérieur (biozone CVIII).

Description : Les dents antérieures, symétriques, présentent une couronne droite, assez étroite, de profil sigmoïdal. Leur taille peut atteindre 17 mm. La face linguale est fortement convexe et la face labiale est légèrement bombée. Ces deux faces sont totalement lisses. De chaque côté de la cuspide, les tranchants se prolongent pour former de courts talons obliques légèrement dirigés lingualement. La racine possède une forte protubérance linguale marquée d'un profond sillon. Les lobes sont très développés et la face basilaire est nettement convexe.

Les dents latérales sont plus comprimées labio-lingualement et s'inclinent vers la commissure. Le tranchant mésial est sigmoïdal et le distal, au-dessus du talon, est pratiquement rectiligne. Les talons s'élargissent mésio-distalement et regagnent le plan de la cuspide. Du fait de l'inclinaison de la dent, le talon mésial tend à se fondre dans la cuspide tandis que le talon distal devient plus net. La protubérance linguale de la couronne s'atténue, le sillon est moins marqué et les lobes sont moins distincts.

Discussion : Siverson (1992) figure sous le nom de *Paranomotodon* sp. une dent latéro-antérieure inférieure provenant du Campanien de Suède. Celle-ci est morphologiquement très proche des dents de même position provenant du Campanien du Royannais. En revanche, l'espèce du Maastrichtien du New Jersey (Cappetta & Case, 1975a) s'en distingue par sa cuspside nettement plus large mésio-distalement. Deux dents ont également été décrites du Cénomaniens d'Australie occidentale (Siverson, 1996). Elle diffèrent de notre matériel par leur cuspside plus étroite et leurs lobes de racine plus effilés. La seule espèce décrite, *P. angustidens*, est bien connue dans le Cénomano-Turonien européen. Par contre, les formes dérivées, pourtant largement répandues au Campanien, ne sont pas encore bien définies. Cela peut s'expliquer par la faible variabilité du genre. En effet, les dents du Royannais sont aussi difficilement distinguables des dents de *P. angustidens* figurées par Herman (1977) et provenant du Turonien, Coniacien et Santonien de Belgique. L'attribution de ce genre aux Alopiidae est ici retenue, malgré l'opinion de Siverson (1996), qui le considère *incertae sedis*.

Ordre des Carcharhiniformes

Famille des Scyliorhinidae Gill, 1862

Genre *Scyliorhinus* Blainville, 1816

Espèce-type : *Squalus canicula* Linnaeus, 1758.

***Scyliorhinus elongatus* (Davis, 1887)**

Planche 16, Figure 6

Pour la synonymie et la bibliographie, voir Herman, 1977 ; add :

1887 *Thyellina elongata* Davis, p. 473, pl. 14, figs 2, 3.

1977 *Scyliorhinus elongatus* (Davis) ; Herman (partim), p. 252, pl. 11, fig. 1d, e, g, i, j, non fig. 1a-c, f, h.

1980 *Scyliorhinus elongatus* (Davis) ; Cappetta, p. 129, pl. 21 ; pl. 22 ; pl. 23, figs 1-6 et texte-figs 29, 30.

1989 *Scyliorhinus elongatus* (Davis) ; Müller, p. 47, pl. 14, fig. 1.

1997 *Scyliorhinus* aff. *elongatus* (Davis) ; Noubhani & Cappetta, p. 58, pl. 24, figs 1-6.

Matériel : deux dents : PIL 29, 115.

Provenance : Falaise du Pilou.

Age : Campanien moyen (CIVb).

Description : L'unique dent complète (PIL 29) correspond à une dent latéro-antérieure supérieure, dissymétrique et inclinée vers la commissure. Elle mesure 3 mm et est nettement plus haute que large. La cuspide est sub-conique, avec toutefois une face linguale plus bombée que la face labiale. La face labiale est ornée, jusqu'aux deux premiers tiers, d'une vingtaine de plis verticaux, assez fins mais bien marqués. Ces plis montent plus haut le long des tranchants que dans la région médiane. On observe aussi sur la face labiale une forte dépression médio-basilaire, dans laquelle la couronne surplombe la racine. La face linguale est nettement moins importante du fait de la forte inclinaison de la dent vers l'intérieur de la gueule. Elle montre la même densité et le même type de plis que l'autre face. Les tranchants sont difficiles à distinguer parmi les plis. A la base de la cuspide et largement soudée à celle-ci se trouve une paire de petits denticules coniques et divergents. Ils présentent la même ornementation, sur les deux faces et de la base à l'apex, que celle observée sur la cuspide.

La racine, assez épaisse, est plus large que la couronne. La protubérance linguale est très prononcée et est marquée d'un large et profond sillon. On note du côté mésial de cette protubérance la présence de deux gros foramens margino-linguaux (ils semblent aussi exister du côté distal même si celui-ci est endommagé). La face basilaire est plane. Une forte encoche médio-basilaire et une dépression médio-labiale délimitent deux lobes asymétriques peu écartés l'un de l'autre. Le lobe distal présente une petite extension dirigée vers la commissure.

Discussion : *Scyliorhinus elongatus* se rencontre dans le Santonien supérieur du Liban, sous forme d'individus plus ou moins complets (Cappetta, 1980), ainsi que dans le Campanien de Belgique (Herman, 1977) et d'Allemagne (Müller, 1989). Cette espèce semble perdurer jusque dans le Maastrichtien supérieur du Maroc (Noubhani & Cappetta, 1997). Il n'est donc pas étonnant d'observer sa présence dans le Campanien du Royannais, où elle est cependant rare.

« *Scyliorhinus* » cf. *germanicus* Herman, 1982

Planche 16, Figure 5

Pour la synonymie et la bibliographie, voir Müller, 1989 ; add :

1982 *Scyliorhinus germanicus* Herman, p. 141, pl. 2, fig. 10 ; pl. 4, figs 4, 5.

1989 *Scyliorhinus germanicus* Herman ; Müller, p. 47, pl. 11, fig. 5 ; pl. 12, figs 1-4.

2001 *Scyliorhinus* sp. ; Cappetta & Odin, p. 651, pl. 1, fig. 8.

Matériel : une dent dépourvue de sa racine : CLD 22.

Provenance : Falaise du Caillaud.

Age : Campanien moyen (CV).

Description : Il s'agit d'une dent latérale de petite taille, plus large que haute, de contour sub-triangulaire et légèrement inclinée vers la commissure. En vue labiale, la cuspide principale est trapue et peu discernable des zones marginales denticulées. Ses tranchants sont concaves. De chaque côté de la cuspide se trouvent deux paires de denticules. Ceux-ci sont très réduits, très peu proéminents et largement unis à la cuspide. La face labiale, pratiquement plane, est légèrement convexe transversalement au niveau de la cuspide principale. Le bord basilaire de cette face est concave et forme un bourrelet surplombant la racine (celle-ci est cependant absente sur ce spécimen). L'ornementation labiale, peu prononcée, se résume à quelques courts plis basilaires médians légèrement flexueux et anastomosés. Dans les zones marginales, ces plis montent plus hauts et sont discontinus. La face linguale est très convexe et permet de mieux distinguer la cuspide principale. En vue latérale, cette face est aussi légèrement bombée. Elle est plus fortement plissée que l'autre face. Les plis marginaux sont plus réguliers que les plis médians. L'absence de la racine permet d'observer la face basilaire de la couronne. Celle-ci est trilobée : un lobe médio-lingual, correspondant à la cuspide principale, un lobe mésial et un lobe distal.

Discussion : L'unique dent trouvée dans le Royannais est morphologiquement très proche de certaines dents de la série-type du Maastrichtien d'Hemmor (Allemagne) (Herman, 1982 ; pl. 2, cf. fig. 10d). Par ailleurs, cette espèce est présente dans le Campanien d'Allemagne (Müller, 1989) et dans le Campanien et le Maastrichtien de Suède (Siverson, 1993). Elle semble aussi présente, avec plus d'incertitude, dans le Campanien de Belgique et aurait été figurée par Herman (1977 ; pl. 11, fig. 1h) sous le nom de *Scyliorhinus elongatus*. La répartition de « *S.* » *germanicus* est donc limitée au domaine sub-boréal. Si sa présence dans le Campanien du Royannais se trouve confirmée par la découverte de nouveaux spécimens plus complets, sa distribution paléogéographique atteindrait alors les abords septentrionaux du domaine mésogéen.

Cette espèce de Scyliorhinidae n'appartient pas au genre *Scyliorhinus s.s.* (Halter, 1995) et pourrait bien être à l'origine du genre paléogène *Foumtizia* Noubhani & Cappetta, 1997, ou même lui appartenir. En effet, la dent du Royannais présente de nombreuses affinités avec certaines dents de *Foumtizia gadaensis* Noubhani & Cappetta, 1997 (cf. pl. 32, fig. 3), comme

par exemple le bourrelet basilo-lingual bien développé et finement plissé, l'ornementation très réduite et la petitesse des denticules.

Famille des Triakidae Gray, 1851

Genre *Palaeogaleus* Gurr, 1963

Espèce-type : *Scyllium vincenti* Daimeries, 1888.

***Palaeogaleus faujasi* (van de Geyn, 1937)**

Planche 16, Figure 4

1937 *Carcharhinus* (*Scoliodon*) *faujasi* van de Geyn, p. 32, figs 135-156.

1977 *Palaeogaleus faujasi* (van de Geyn) ; Herman, p. 261, pl. 12, fig. 2.

1999 *Palaeogaleus faujasi* (van de Geyn) ; Cappetta & Corral, p. 352, pl. 3, figs 1-8.

Matériel : une dent : MSH 13.

Provenance : Falaises de Meschers.

Age : Campanien supérieur (CVIII).

Description : La seule dent découverte (MSH 13) correspond à une dent latérale, plus large que haute. La couronne est large et relativement massive. La cuspide, inclinée vers la commissure, possède un tranchant mésial sigmoïdal et un tranchant distal rectiligne. A la base de la cuspide se situe une paire de petits denticules arrondis et largement unis à la couronne. Le denticule distal est cependant plus individualisé que le denticule mésial. Les bords marginaux de la couronne sont également arrondis. La face labiale est très légèrement bombée dans sa partie médiane. Le bord basilaire est concave et forme un bourrelet qui surplombe très nettement la racine. La face linguale est convexe et totalement lisse. L'ornementation de la couronne se limite à la présence de très court plis verticaux sur le bourrelet basilo-labial. Ces plis sont surtout localisés dans les zones marginales du bourrelet, sous les talons mésial et distal.

La racine est épaisse et massive, ce qui rend la protubérance médio-linguale et les lobes peu distincts. Le sillon médio-lingual est relativement étroit et peu profond. La face basilaire est pratiquement plane.

Discussion : Le genre *Palaeogaleus*, apparu au Campanien et disparu à l'Yprésien, ne compte jusqu'à présent que quatre espèces crétacées :

- *Palaeogaleus havreensis* Herman, 1977 du Campanien de Belgique.
- *Palaeogaleus faujasi* (van de Geyn, 1937) du Maastrichtien de Belgique, de Hollande et d'Espagne.
- *Palaeogaleus dahmanii* Noubhani & Cappetta, 1997 du Maastrichtien du Maroc.
- *Palaeogaleus navarroensis* Case & Cappetta, 1997 du Maastrichtien du Texas.

Parmi toutes ces espèces, la dent du Royannais correspond parfaitement à la description de *Palaeogaleus faujasi* donnée par Herman (1977). *P. havreensis*, la seule espèce du genre connue jusqu'alors dans le Campanien, se distingue nettement de *P. faujasi* par ses denticules plus nombreux, plus forts et mieux individualisés, ainsi que par ses plis basilo-labiaux beaucoup plus prononcés. Paléobiogéographiquement, il n'est pas étonnant d'observer la présence de *P. faujasi* dans le nord du bassin aquitain, puisqu'il a récemment été découvert dans le Maastrichtien du Pays Basque espagnol (Cappetta & Corral, 1999). En revanche, sa découverte dans le Campanien supérieur étend sa répartition stratigraphique.

Genre *Galeorhinus* Blainville, 1816

Espèce-type : *Squalus galeus* Linnaeus, 1758.

***Galeorhinus girardoti* Herman, 1977**

Planche 16, Figures 2, 3

1964 *Synechodus* cf. *nierviensis* Leriche ; Albers & Weiler, p. 6, fig. 5a-b.

1977 *Galeorhinus girardoti* Herman, p. 268, pl. 12, fig. 7.

1997 *Galeorhinus* aff. *girardoti* Herman ; Case & Cappetta, p.143, pl. 7, figs 12, 13.

Matériel : deux dents : PIL 104, CLD 30.

Provenance : Falaise du Pilou, Falaise du Caillaud.

Age : Campanien moyen (CIVb et CV).

Description : Le spécimen le mieux préservé est une petite dent antéro-latérale (CLD 30), plus large que haute. Sa cuspide est inclinée vers la commissure. Le tranchant mésial est légèrement concave. Le talon distal porte trois denticules peu élevés, décroissants et peu

séparés les uns des autres. La face labiale de la couronne est plane tandis que la face linguale de la cuspide est fortement convexe. Les deux faces sont lisses. Un bourrelet basilo-labial est présent, et semble dépourvu de pli malgré l'usure. La racine est bien développée, avec une face basale bombée. Le sillon lingual est large et profond, avec plusieurs foramens. En vue basale, le lobe mésial est incurvé alors que le lobe distal présente un contour triangulaire. Une dent latérale (PIL 104) diffère par sa cuspide plus inclinée. De plus, il n'y a qu'un seul denticule discret et un bourrelet basilo-labial moins prononcé.

Discussion : Bien que le genre *Galeorhinus* se rencontre dans de nombreux dépôts du Crétacé supérieur (Cappetta, 1987b ; Lewy & Cappetta, 1989 ; Siverson, 1993b ; Welton & Farish, 1993), seulement deux espèces ont jusqu'à présent été décrites : *G. girardoti* du Campanien-Maastrichtien de Belgique (Herman, 1977), d'Allemagne (Thies & Müller, 1993) et des USA (Case & Cappetta, 1997), et *G. glickmani* du Cénomanien de Russie (Popov & Lapkin, 2000).

Super-ordre des Batomorphii Cappetta, 1980

Ordre des Rajiformes Berg, 1940

Sous-ordre des Rhinobatoidei Fowler, 1941

Rhinobatoidei incert. fam.

Genre *Squatirhina* Casier, 1947

Espèce-type : Squatirhina lonzeensis Casier, 1947.

***Squatirhina lonzeensis* Casier, 1947**

Planche 17, Figure 1

1947 *Squatirhina lonzeensis* Casier, p. 13, pl. 5, fig. 2a-d et texte-fig. 4.

1977 *Squatirhina lonzeensis* Casier ; Herman, p. 156, pl. 6, fig. 9.

1977 *Squatirhina kannensis* Herman ; Herman (partim), p. 157, pl. 6, fig. 10a, b, non fig. 10c-j.

1987b *Squatirhina lonzeensis* Casier ; Cappetta, p. 142, fig. 120d-m.

Matériel : trois dents : PIL 30, CLD 27, 65.

Provenance : Falaise du Pilou, Falaise du Caillaud.

Age : Campanien moyen (CIVb et CV).

Description : La seule dent relativement bien conservée (PIL 30), mesurant 3,5 mm de large, correspond à une dent latérale, étirée mésio-distalement et peu cuspidée. En vue labiale, les tranchants sont concaves. La face labiale, modérément bombée dans sa partie médiane, est sub-losangique et présente un large tablier peu saillant. Celui-ci est légèrement bifide. Le bord basilaire présente un fort bourrelet portant quelques très courts plis marginaux verticaux. Contrairement à la face labiale, qui est très inclinée labio-lingualement, la face linguale est droite. Elle présente une large lchette médiane sub-triangulaire, arrondie à son extrémité et montrant en vue latérale une forte concavité. On n'observe aucune ébauche de lchettes latérales. Cette face montre aussi un net bourrelet basilaire dont l'ornementation très réduite est similaire à celle observée labialement. La cuspidé, usée, ne devait pas être très proéminente.

La racine, holaulacorhize, est aussi large que la couronne. Elle présente une face basilaire plane, de contour losangique et marquée d'un large sillon. Une faible protubérance médio-linguale supporte la lchette. On devine, de part et d'autre de cette protubérance, la présence de foramens margino-linguaux.

Discussion : Le genre *Squatirhina* se rencontre de l'Albien au Maastrichtien en Europe septentrionale. Quatre espèce y ont été décrites :

- *Squatirhina thiesi* Biddle, 1993 de l'Albien du nord-est de la France et de l'Albien et du Cénomanién d'Angleterre.
- *Squatirhina westfalica* Müller & Dietrich, 1991 du Cénomanién d'Allemagne.
- *Squatirhina lonzeensis* Casier, 1947 du Turonien de Belgique et du nord de la France (?), du Santonien de Belgique, et du Campanien de Belgique et du sud-ouest de la France.
- *Squatirhina kannensis* Herman, 1977 du Maastrichtien de Belgique et de Hollande.

L'étude d'une série de dents de *S. kannensis* provenant du Maastrichtien de Maastricht (localité-type) permet d'établir les grandes caractéristiques qui différencient nettement cette espèce de son probable ancêtre direct, *S. lonzeensis*. Chez *S. kannensis*, la face labiale est plus plane et la lchette médio-linguale a subi une forte réduction ; elle est en effet moins longue et plus étroite. La taille des foramens margino-linguaux augmente sensiblement. Enfin, les plis basilaires, plus fins et plus denses, peuvent être présents au niveau du tablier et de la lchette. La dent du Royannais, très proche d'une des dents figurées par Cappetta (1987, fig. 120K-M) peut donc être attribuée sans problème à *S. lonzeensis*. C'est aussi le cas des deux dents figurées par Herman (1977, pl. 6, fig. 10a-b) et provenant du Campanien de la craie d'Obourg

(Belgique). La dent latérale (fig. 10b) présente en effet une longue et large lnette ainsi qu’une face labiale bombée. De plus, la dent antérieure (fig. 10a) possède de nettes expansions latérales et ne montre pas une aussi forte compression mésio-distale que celle observée chez *S. kannensis*. *S. lonzeensis* atteint donc le Campanien, et sa répartition paléogéographique s’élargit considérablement vers le sud, jusqu’aux abords du domaine mésogéen. En revanche, *S. kannensis* semble donc être strictement limité au Maastrichtien supérieur de Belgique et de Hollande. Notons aussi que Siverson (1993) signale, sans figuration, *Squatirhina* sp. dans le Campanien de Suède.

Du point de vue de la systématique, il est maintenant bien établi que le genre *Squatirhina* appartient aux Rhinobatoidei. Il est même placé par certains auteurs dans la famille des Rhinobatidae (Biddle, 1993 et Underwood & Mitchell, 1999). Soulignons enfin que certains auteurs ont attribué au genre *Squatirhina* des dents appartenant en réalité à des Orectolobiformes (Arambourg, 1952 ; Estes, 1964 ; Case, 1987).

Famille des Rhinobatidae Müller & Henle, 1838

Genre *Rhinobatos* Linck, 1790

Espèce-type : *Raja rhinobatos* Linnaeus, 1758

***Rhinobatos echavei* Cappetta & Corral, 1999**

Planche 17, Figure 2

1999 *Rhinobatos echavei* ; Cappetta & Corral, p. 354, pl. 5, fig. 1-6.

Matériel : six dents : PIL 76, 93, MSH 16, 32, 36, 37.

Provenance : Falaise du Pilou, Falaises de Meschers.

Age : Campanien moyen (CIVb), Campanien supérieur (CVIII).

Description : Les dents du Royannais, assez massives, sont plus larges que longues. La couronne est non cuspidée et présente une carène transverse tranchante. En vue occlusale, celle-ci est orientée labialement de part et d’autre de l’apex et montre ainsi une nette concavité labiale. La face labiale possède un contour losangique, avec un rebord convexe et régulier. En vue latérale, la visière est peu anguleuse et sa partie inférieure présente un léger processus médian arrondi. Une des dents (MSH 16) montre de chaque côté de ce processus

quelques courts plis très peu saillants. La face linguale présente une lchette médiane bien développée, assez large et arrondie à son extrémité. Les lchettes latérales, courtes, larges et arrondies, sont bien distinctes. Juste en arrière des angles marginaux, on peut observer une légère constriction de la couronne. En vue latérale, les deux faces sont peu abruptes et très légèrement convexes.

La racine n'est relativement bien conservée que sur un des six spécimens découverts (PIL 93). Celle-ci, assez épaisse, est aussi large et presque aussi haute que la couronne. Les lobes, séparés par un large sillon, présentent une face basale relativement bombée. Le sillon montre un foramen en position plutôt labiale. Une légère échancrure du contour lingual des lobes est observée au niveau des foramens margino-linguaux. Ces derniers, bien développés, sont présents au nombre d'une paire.

Discussion : Ces trois dents correspondent parfaitement à la description de *Rhinobatos echavei* du Maastrichtien du Pays Basque espagnol (Cappetta & Corral, 1999). Cette espèce se distingue des autres *Rhinobatos* néocrétacés par la combinaison des caractères suivants : dents plus larges que longues, pas de cuspide, concavité labiale de la carène transverse, présence de lchettes latérales et constriction en arrière des angles marginaux. Elle est également très proche de *R. mariannae*, du Maastrichtien des Pays-Bas et de Belgique (Bor, 1983), mais en diffère par ses lchettes médiane et latérales plus développées et plus arrondies. *R. echavei*, qui n'a été connu que de la localité-type, voit donc sa répartition stratigraphique et paléogéographique légèrement élargie avec sa découverte dans le Campanien moyen et supérieur du Royannais. De même, il faudra aussi s'attendre à retrouver cette espèce parmi les nombreuses formes encore non étudiées présentes dans le Maastrichtien du Maroc.

Ordre des Myliobatiformes

Famille des Rhombodontidae Cappetta, 1987b

Genre *Rhombodus*, Dames, 1881

Espèce-type : *Rhombodus binkhorsti* Dames, 1881.

***Rhombodus carentonensis* Vullo, 2005**

Planche 18, Figures 1-5

Pour une description plus précise, la terminologie utilisée pour ce taxon est celle employée par Noubhani & Cappetta (1994).

Matériel : 31 dents : PIL 107, CLD 19, 20, 32-36, 49-53, MSH 17-30, 35, 38, 39, 43.

Étymologie : espèce nommée ainsi en raison de sa répartition limitée aux Charentes.

Holotype : MSH 17

Paratypes : PIL 107, MSH 35, MSH 38, CLD 34, CLD 35, CLD 53.

Localité-type et horizon stratigraphique : Campanien supérieur (CVIII) de Meschers, (Charente-Maritime, France).

Autres occurrences : Campanien moyen (CV) du Pilou et du Caillaud, Campanien supérieur (CVIII ?) de Barbezieux (Charentes, sud-ouest de la France).

Diagnose : Espèce relativement grande de *Rhombodus*, caractérisée par ses dents antérieures à couronne élevée. La couronne présente des arêtes anguleuses, avec une face occlusale plane. Le bourrelet lingual est fin et rectilinéaire. L'ornementation, identique sur les faces labiale et linguale, consiste en des plis verticaux irréguliers. L'émail montre de petites alvéoles sur toute sa surface.

Description : L'holotype (MSH 17) correspond à une dent antérieure, ou médiane, mesurant 13 mm de hauteur et 9 mm de large. La couronne, très légèrement inclinée lingualement, est largement plus haute que la racine (9 mm pour 4 mm). Son contour est losangique en vue occlusale, quadrangulaire en vues labiale et linguale. La face occlusale est plane et très nettement délimitée par de franches arêtes. Ces arêtes margino-labiales et margino-linguales forment respectivement un angle légèrement supérieur et inférieur à 90°. Les faces margino-labiales sont faiblement concaves et présentent des plis sub-verticaux assez irréguliers, très saillants dans la moitié inférieure et s'atténuant vers l'apex. L'arête médio-labiale, relativement peu saillante, est rectiligne en vue latérale. L'arête transverse basale labiale, nette, rectiligne et découpée par la naissance des nombreux plis, délimite très distinctement le rebord inférieur étroit et concave de la visière. Les faces margino-linguales, légèrement convexes, montrent aussi le même type et la même fréquence de plis et de sillons. L'arête médio-linguale est très saillante et fortement convexe. La dépression transverse linguale est très prononcée. Le bourrelet lingual, rectiligne dans son ensemble, est fin et orné de petits plis et bourrelets. Les arêtes marginales s'élargissent à la base de la couronne pour former une petite surface triangulaire irrégulière. L'ensemble de la couronne montre, pour les dents

neuves et non altérées, un émail très finement alvéolé. Il s'agit là, outre les plis labiaux et linguaux, d'une ornementation secondaire.

La racine, moins haute et moins large que la couronne, est assez haute, peu épaisse et légèrement désaxée lingualement en vue latérale. Elle présente deux lobes triangulaires séparés par un sillon médian large et profond ; l'état de conservation de la racine ne permet pas d'observer la présence ou non de foramens. La face labiale est oblique vers l'arrière. La face linguale montre une nette lunule située sous le bourrelet basilaire de la couronne ainsi qu'une légère protubérance médiane surplombant l'ouverture du sillon.

Les dents latérales (CLD 32 ; CLD 35) sont, selon leur position, plus ou moins losangiques et dissymétriques. Elles sont en effet plus inclinées mésio-distalement et labio-lingualement, tout en montrant les mêmes caractères que ceux des dents antérieures. La face occlusale est toujours fortement usée, ce qui ne nous permet pas d'apprécier la hauteur initiale de la couronne. La racine, toujours assez haute et légèrement plus massive, possède des lobes triangulaires à trapézoïdaux, la partie marginale étant tronquée. Quatre à cinq foramens s'ouvrent dans la région médiane du sillon.

Enfin, il est intéressant de noter que la taille moyenne des dents du Campanien moyen est inférieure à celle des dents du Campanien supérieur (environ 6 mm et 9 mm respectivement).

Discussion : Le genre *Rhombodus*, très largement répandu, était jusqu'alors représenté par cinq espèces cantonnées au Maastrichtien :

- *Rhombodus levis* Cappetta & Case, 1975a du Maastrichtien inférieur du New Jersey.
- *Rhombodus meridionalis* Arambourg, 1952 du Maastrichtien inférieur du Maroc et d'Égypte.
- *Rhombodus binkhorsti* Dames, 1881 du Maastrichtien, cosmopolite.
- *Rhombodus andriesi* Noubhani & Cappetta, 1994 du Maastrichtien supérieur du Maroc et d'Espagne.
- *Rhombodus microdon* Arambourg, 1952 du Maastrichtien supérieur du Maroc et d'Irak.

Les dents de *Rhombodus carentonensis* Vullo, 2005 diffèrent de ces cinq espèces par les caractères suivants : *R. levis* possède des dents généralement plus petites, à couronne lisse et dépourvue de bourrelet lingual. Les dents de *R. meridionalis* se distinguent par leur aspect général plus globuleux : face occlusale nettement convexe, plis moins saillants et arêtes moins vives. C'est avec le groupe plus homogène *R. binkhorsti* – *R. microdon* – *R. andriesi* que l'espèce du Royannais présente le plus d'affinités. Cependant, elle s'écarte directement des

deux dernières par sa taille plus importante. Enfin, elle diffère de l'espèce la plus grande, *R. binkhorsti*, par son bourrelet lingual rectiligne et plus fin, son ornementation plus légère, ainsi que par ses proportions inhabituelles. En effet, l'holotype n'entre pas dans les variations morphométriques des spécimens marocains de *R. binkhorsti* (cf. Noubhani & Cappetta, 1994).

La découverte du genre *Rhombodus* dans le Campanien du Royannais permet d'étendre avec certitude sa répartition stratigraphique. En effet, il semble aujourd'hui admis que la position stratigraphique de l'espèce nord-américaine *R. levis* se limite au Maastrichtien inférieur. Case & Schwimmer (1988) ont attribué à cette dernière espèce quelques dents provenant du Campanien médio-supérieur de Géorgie. Par leur morphologie générale (racine relativement réduite, couronne haute de contour sub-hexagonal) et leur très petite taille (2,5 mm de large), ces dents paraissent plutôt proches du genre rhinobatoïde *Hypsobatis* Cappetta, 1992.

La présence avérée du genre *Rhombodus* dans le Campanien a des implications biostratigraphiques, car ce genre était jusqu'à présent considéré comme marqueur du Maastrichtien et constituait un élément de datation pour de nombreuses séries finis-crétacées (Bardet *et al.*, 2000). Les dents de *R. carentonensis* sont, malgré leur âge campanien, déjà bien développées et très caractéristiques, ce qui laisse présager pour le genre une origine encore plus ancienne (Campanien inférieur ?). C'est aussi au début du Campanien qu'apparaissent en Amérique du Nord les premiers Myliobatidae avec *Brachyrhizodus* (Cappetta & Case, 1975 ; Cappetta, 1987 ; Welton & Farish, 1993) et une forme indéterminée du Texas proche de *Myliobatis* (Welton & Farish, 1993, p. 154, figs 1-2). La différenciation, au sein des Myliobatiformes, de formes à denture de type broyeur (Rhombodontidae et Myliobatidae) semble donc synchrone avec la diversification campanienne des Rhinobatoïdei de grade broyeur observée chez les Hypsobatidae (Cappetta, 1992). Le déclin des Ptychodontidae (Cappetta, 1987a), hybodontes à denture de type broyeur très spécialisée (Macleod, 1982 et Williamson *et al.*, 1991), a sûrement été un des principaux facteurs ayant entraîné, simultanément et par convergence, cette tendance adaptative portant sur la denture de nombreux Rajiformes et Myliobatiformes.

Enfin, notons que *R. carentonensis* est également présent dans le Campanien supérieur (CVIII ?) de Charente (obs. pers.).

7.3. Aspects paléoécologiques et paléobiogéographiques

Les espèces d'élasmobranches découvertes dans la partie supérieure du Campanien stratotypique sont indiquées dans la Figure 7.4 avec leurs distributions stratigraphiques. Malgré le biais induit par le nombre réduit de spécimens caractérisant certaines espèces (principalement celles de petites tailles), un net changement de faune peut être observé entre le Campanien CIV et le Campanien CVIII.

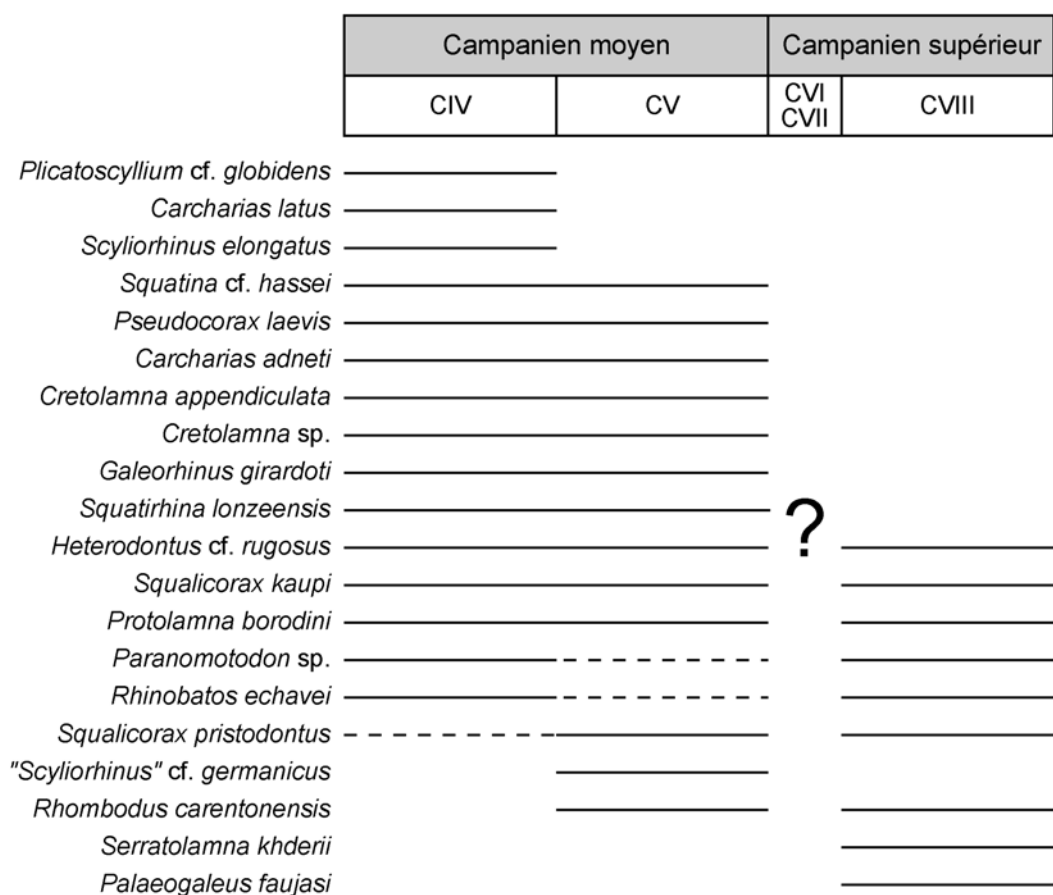


Figure 7.4. Répartitions stratigraphiques à l'échelle de la biozone des différentes espèces de sélaciens au sein de la section étudiée (biozones CIV-CVIII excepté CVI-CVII).

Premièrement, l'évolution de la faune de sélaciens est caractérisée par d'assez nombreuses extinctions locales, à la fin de la biozone CIV (3 extinctions) et plus particulièrement pendant l'intervalle CVI-CVII (8 extinctions). Deuxièmement, *Rhombodus carentonensis* apparaît clairement juste après la limite CIV-CV, et deux espèces (*Serratolamna khderii* et *Palaeogaleus faujasi*) semblent faire leur apparition durant le Campanien supérieur. Enfin, *Paranomotodon* sp. et *Rhinobatos echavei* sont apparemment

absents dans la biozone CV, correspondant ainsi à des taxons lazares. Cependant, concernant les petites espèces connues seulement par quelques spécimens (*Scyliorhinus elongatus* or *P. faujasi*), de telles observations sont à prendre avec précautions, comme indiqué ci-dessus.

La tendance à l'approfondissement enregistrée pour la biozone CV a certainement en partie contrôlée l'évolution de la faune de sélaciens. En effet, ce changement environnemental a dû provoquer des disparitions temporaires ou définitives au sein des espèces benthiques et necto-benthiques vivant au niveau de la plate-forme interne. Cela s'accompagne du développement de quelques grandes formes pélagiques (non seulement des requins, mais aussi certains actinoptérygiens et mosasaures, obs. pers.). Parallèlement, de tels changements fauniques ont été préalablement décrits dans le Campanien stratotypique, notamment chez les échinides réguliers et les astérides (Néraudeau & Villier, 1997 ; Villier *et al.*, 1997), et plus largement dans le domaine téthysien chez les rudistes (Philip, 1985). Un hypothétique réchauffement des eaux marines, probablement corrélée à cette transgression glacio-eustatique, pourrait expliquer l'extinction dans les Charentes de l'espèce boréale *Carcharias latus*. De plus, cela a pu favoriser l'émigration vers le bassin d'Aquitaine, à partir de régions tropicales (Texas ou Sud de la Téthys), d'un ensemble de Myliobatiformes écraseurs-broyeurs à l'origine de *Rhombodus carentonensis*.

D'un point de vue paléogéographique, les Charentes se situaient alors entre les domaines boréal et téthysien (Fig. 7.5), tout comme la localité maastrichtienne de Albaina, dans le bassin basque-cantabrique (Cappetta et Corral, 1999). Malheureusement, et contrairement au Maastrichtien, les faunes de sélaciens campaniennes demeure encore très peu connues pour le sud de l'Europe et l'Afrique du Nord (Cappetta, 1989). Ainsi, une comparaison dans le but de comprendre et d'établir les modalités des migrations des faunes de sélaciens reste difficile pour le Campanien. Cependant, on peut noter que la faune des Charentes est dominée durant le Campanien moyen par de nombreux lamniiformes de grande taille (*Carcharias latus*), par ailleurs bien représentés en Europe du Nord (Herman, 1977 ; Siverson, 1992b), auxquels sont associés quelques formes boréales (*Squatirhina lonzeensis*) (Fig. 7.5). Au cours du Campanien supérieur, la situation semble s'inverser, avec un assemblage montrant de nettes affinités avec les faunes téthysiennes (*Serratolamna khderii*) (Fig. 7.5). Ce changement est certainement lié à la fermeture simultanée du détroit de Basse-Loire, provoquant alors l'isolement du bassin d'Aquitaine et stoppant les immigrations en provenance, via le bassin parisien, des régions plus septentrionales. Il est également intéressant d'observer que six des huit espèces découvertes dans le Campanien supérieur de

Meschers sont identiques ou apparentées de très près à celles présentes dans le Maastrichtien d'Albaina. En effet, on peut supposer que le développement du genre *Rhombodus* et l'apparition de *S. khderii*, ajoutés aux occurrences préalables de *Palaeogaleus faujasi* et *Rhinobatos echavei* dans la région aquitano-pyrénéenne (unité paléogéographique *sensu* Philip, 1985), constituent autant d'éléments liés à la mise en place de la faune du Maastrichtien basque-cantabrique.

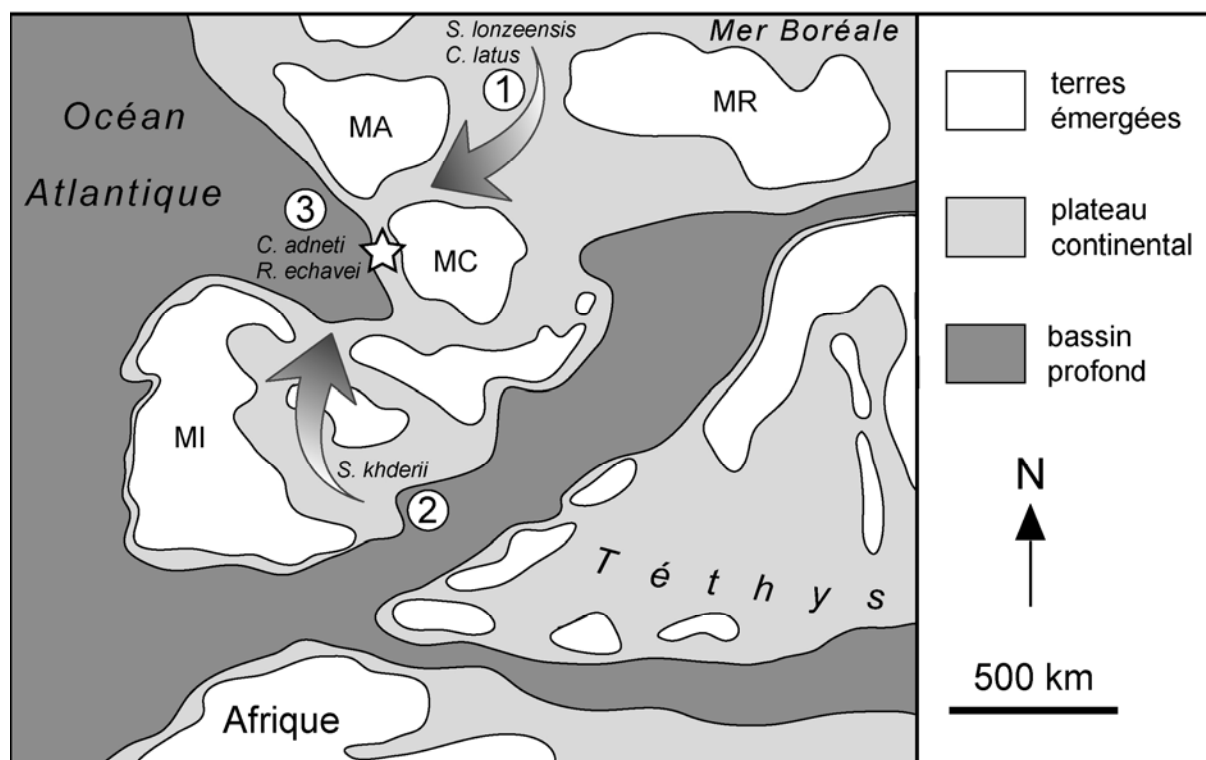


Figure 7.5. Carte paléogéographique de l'Europe occidentale au Campanien. La position des Charentes, située à la limite entre les domaines boréale et téthysien, est indiquée par l'étoile. Les influences boréales (1) (*Carcharias latus* et *Squatirhina lonzeensis*) et téthysiennes (2) (*Serratolamna khderii*) sont représentées par les flèches (rq : celles-ci n'indiquent pas forcément un sens de dispersion). Les espèces *Carcharias adneti* et *Rhinobatos echavei* (3) correspondent quant à elles à des formes apparemment endémiques au bassin aquitano-basque-cantabrique (Charentes, Landes et Albaina). Abréviations : MA, Massif Armoricain ; MC, Massif Central ; MI, Massif Ibérique ; MR, Massif Rhénan.

Durant le Crétacé supérieur, les requins squaliformes et paléospinacés étaient particulièrement bien représentés dans les eaux plus froides et/ou plus profondes des bassins nord-européens (Allemagne, Suède) (Herman, 1982 ; Müller & Schöllmann, 1989 ; Müller, 1989, 1991 ; Siverson, 1992b, 1993a ; Thies & Müller, 1993) ou de la partie nord du

« Western Interior Seaway » (Amérique du Nord) (Case, 1978, 1987). Leur absence dans le Campanien des Charentes n'est donc pas surprenante, en accord avec les conditions paléoenvironnementales et paléoclimatiques régnant alors dans le bassin d'Aquitaine. En revanche, l'absence des sclerorhynchidés, habituellement présents dans la plupart des faunes de sélaciens du Crétacé supérieur, est assez inattendue. En effet, ce groupe de raies se retrouve notamment dans le Santonien de Vendée (Cappetta, 1981) et dans le Maastrichtien du Pays Basque (Cappetta & Corral, 1999), deux régions proches des Charentes. Quant aux requins hybodontes, également absents de nos assemblages, leurs derniers représentants (*Polyacrodus* sp.) dans le bassin d'Aquitaine se trouvent dans les dépôts paraliques détritiques du Santonien supérieur de Dordogne (Landemaine, 1991). Enfin, il convient de noter l'absence du genre cosmopolite *Scapanorhynchus* dans les biozones étudiées, bien que sa présence ait pu être mise en évidence dans le Campanien inférieur (biozone CIII) de la région de Royan (obs. pers.).

En conclusion, cette étude améliore notre connaissance au sujet des faunes d'élasmodontes campaniennes des régions péri-téthysiennes, et plus particulièrement du nord du bassin d'Aquitaine, dans la zone stratotypique que constituent les Charentes. Parmi la vingtaine d'espèces reconnues, deux sont nouvelles, et la distribution géographique et stratigraphique de nombreux taxons est élargie. Ceci est particulièrement intéressant concernant le genre *Rhombodus*, car sa découverte dans le Campanien indique qu'il n'est pas forcément marqueur du Maastrichtien, comme cela fut longtemps admis.

- VIII -

Conclusions

VIII - CONCLUSIONS

Les travaux menés dans le cadre de cette thèse se sont principalement focalisés sur les assemblages de vertébrés du Cénomaniens nord-aquitain (Charentes). Ils s'inscrivent dans l'étude, plus générale, des environnements paraliques d'Europe occidentale au Crétacé « moyen », et viennent compléter les résultats déjà obtenus à partir d'autres groupes taxonomiques (Perrichot, 2003 ; Videt, 2004).

Les faunes de vertébrés cénomaniennes demeurent dans l'ensemble mal connues, notamment en Europe. Pourtant, les faciès margino-littoraux détritiques du Cénomaniens charentais se sont révélés très propices à la recherche intensive des vertébrés, présents le plus souvent sous formes de concentrations de microrestes. De tels niveaux offrent ainsi la possibilité de combler la lacune observée pour le Cénomaniens. L'étude systématique détaillée du contenu faunique des assemblages a mis en évidence une importante diversité. Les restes de sélaciens (requins et raies) constituent les éléments à la fois les plus abondants et les mieux représentés d'un point de vue taxonomique. Trois nouveaux genres et quatre nouvelles espèces ont ainsi pu être reconnus et décrits. Parmi les tétrapodes, de nombreuses formes sont décrites pour la première fois dans le Cénomaniens européen. C'est le cas notamment des amphibiens (anoures), de certains dinosaures (troodontidés) ou encore des mammifères, présents avec une forme apparentée aux marsupiaux. Cela contribue à éclaircir l'histoire évolutive de certains groupes, pour qui le registre fossile demeure très incomplet pour cette partie du Crétacé.

Une analyse taphonomique, portée sur la taille et la préservation des éléments composant les différents assemblages, a été effectuée afin d'appréhender les modalités de formation de ces niveaux à vertébrés et la détection de biais divers (tri, fragmentation, décomposition). Elle a permis d'établir l'existence de plusieurs taphofaciès : assemblages de restes millimétriques, centimétriques ; assemblages de restes non usés, fragmentés ou abrasés. Cela traduit des conditions hydrodynamiques variables. La position stratigraphique particulière des assemblages a démontré la relation entre le moment séquentiel du dépôt et la genèse des concentrations. Celles-ci se forment au sein de cortèges transgressifs surmontant des discontinuités (limites de séquences) et sont généralement marquées par des phénomènes de condensation (faible taux de sédimentation). Un dépôt de nature autocyclique a également été

étudié, correspondant à une concentration événementielle (crue) formée en milieu estuarien et constituée de restes pluri-centimétriques peu diversifiés (chéloniens).

Une recherche de restes de vertébrés actuels entreprise dans un environnement littoral sub-tropical est restée infructueuse. Cela soulève la complexité d'un phénomène tel que la série de transformation « biocénose – thanatocénose – taphocénose », régie par de nombreux paramètres. Cela laisse en suspens l'explication de la formation des concentrations de microrestes de vertébrés à partir de modèles actualistes.

L'approche paléoécologique des assemblages a souligné le rôle bioaccumulateur des dépôts paraliques, rassemblant des éléments d'origines diverses (simultanéité des apports marins et continentaux). L'étude du comportement écologique de quelques taxons au sein de la série stratigraphique illustre l'instabilité et la vulnérabilité des populations présentes dans ce genre d'environnements paraliques, constamment soumises aux fluctuations eustatiques et aux brusques changements de milieux en découlant (cas de l'hybodont *Tribodus* au Cénomanién inférieur). L'évolution paléoenvironnementale de la plate-forme nord-aquitaine se traduit par des faciès de plus en plus distaux. Ainsi, les tétrapodes terrestres se retrouvent totalement absents dans les niveaux du Cénomanién supérieur. A l'échelle globale, la transgression cénomaniénne a dû favoriser le renouvellement faunique caractérisant de nombreux groupes au Crétacé « moyen », comme l'illustre la présence de formes relictées et précurseurs dans les assemblages charentais.

Enfin, à plus grande échelle, la distribution spatiale remarquable de quelques taxons a autorisé des considérations paléobiogéographiques. L'histoire du peuplement de l'archipel européen par les faunes de vertébrés au cours du Crétacé reste difficile à appréhender du fait (1) du manque de données, (2) de la position particulière de l'Europe, cernée à l'ouest par l'Amérique du Nord, à l'est par l'Asie et au sud par l'Afrique. Les barrières maritimes que constituaient le proto-Atlantique et la Téthys n'ont sans doute pas empêché l'existence au Cénomanién de formes de dispersions terrestres. Cependant, la distinction entre les rôles joués par les phénomènes migratoires et la vicariance demeure difficile à percevoir. Pour ce qui est des formes marines (sélaciens), celles-ci présentent quant à elles de fortes affinités avec le Texas, la péninsule ibérique et l'Afrique du Nord, et se distinguent donc clairement des faunes boréales contemporaines.

Les résultats de cette étude sur les faunes de vertébrés cénomaniens du sud-ouest de la France, obtenus à travers l'analyse d'assemblages de microrestes, offrent différentes perspectives en vue d'améliorer notre connaissance sur le fonctionnement complexe des écosystèmes crétacés. La richesse des niveaux rencontrés dans les Charentes laisse présager de nouvelles découvertes, par le biais d'une intensification du traitement de sédiment. Cela permettrait de préciser la détermination de certains taxons, et d'affiner les interprétations taphonomiques, paléoenvironnementales ou paléobiogéographiques.

A l'échelle réduite des Charentes, la comparaison de la faune cénomaniennne avec celle du Berriasien de Cherves-de-Cognac (par ailleurs en cours d'acquisition de données par J.-M. Mazin, université de Lyon 1) va prochainement permettre d'évaluer avec une grande précision les changements fauniques et écologiques ayant marqué l'ensemble du Crétacé inférieur, période non représentée au sein des dépôts nord-aquitains.

L'existence de dépôts paraliques dans les régions proches du bassin d'Aquitaine (Espagne, Portugal, Sud de la France, bassin parisien) offre la possibilité d'étendre de telles recherches à une aire géographique plus représentative. Il s'agit souvent de gisements dont le contenu en vertébrés est très incomplètement étudié, voire méconnu. Il serait donc nécessaire d'entreprendre dans ces régions un programme de prospection visant à rechercher par lavage-tamissage des assemblages de microrestes, généralement très informatifs.

Références Bibliographiques

Références bibliographiques

- Agassiz, L. 1833-1843. *Recherches sur les poissons fossiles*, 3. Imprimerie de Petitpierre, Neuchâtel: 390 pp.
- Albers, H. & Weiler, W. 1964. Eine Fischfauna aus der oberen Kreide von Aachen und neuere Funde von Fischresten aus dem Maestricht des angrenzenden belgisch-holländischen Raumes. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 120: 1-33.
- Allain, R. & Pereda Suberbiola, X. 2003. Dinosaurs of France. *Comptes Rendus Palevol* 2: 27-44.
- Amiot, R., Buffetaut, E., Tong, H., Boudad, L. & Kabiri, L. 2004. Isolated theropod teeth from the Cenomanian of Morocco and their palaeobiogeographical significance. *Revue de Paléobiologie*, volume spécial 9: 143-149.
- Antunes, M.T., Sigogneau-Russell, D. & Russell, D.E. 1986. Sur quelques dents de mammifères du Crétacé supérieur de Taveiro, Portugal (note préliminaire). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, série IIa 303: 1247-1250.
- Antunes, M.T. & Sigogneau-Russell, D. 1992. La faune de petits dinosaures du Crétacé terminal portugais. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 78: 49-62.
- Antunes, M.T. & Cappetta, H. 2002. Sélaciens du Crétacé (Albien-Maastrichtien) d'Angola. *Palaeontographica*, Abteilung A 264: 85-146.
- Arambourg, C. 1952. Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc-Algérie-Tunisie). *Service Géologique du Maroc, Notes et Mémoires* 92: 372 pp.
- Archiac, J.A., d'. 1851. Formation crétacée. In: Histoire des Progrès de la Géologie. Société géologique de France (Ed.), Paris, IV: 393-462.
- Arkhangelsky, M.S. & Averianov, A.O. 2003. On the find of a primitive hadrosauroid dinosaur (Ornithischia, Hadrosauroidea) in the Cretaceous of the Belgorod Region. *Paleontological Journal* 37: 58-61.
- Arnaud, M. 1887. Résumé général des observations sur la craie du Sud-Ouest. *Bulletin de la Société Géologique de France* 15: 884-911.
- Aslan, A. & Behrensmeyer, A.K. 1996. Taphonomy and time resolution of bones assemblages in a contemporary fluvial system: the East Fork River, Wyoming. *Palaio* 11: 411-421.
- Astibia, H., Buffetaut, E., Buscalioni, A.D., Cappetta, H., Carmelo Corral, J., Estes, R., Garcia-Garmilla, F., Jaeger, J.-J., Jimenez-Fuentes, E., Le Loeuff, J., Mazin, J.-M., Orue-Etxebarria, X., Pereda-Suberbiola, J., Powell, J. E., Rage, J.-C., Rodriguez-Lazaro, J., Sanz, J.-L. & Tong, H. 1990. The fossil vertebrates from Laño (Basque Country, Spain); new evidence on the composition and affinities of the Late Cretaceous continental faunas of Europe. *Terra Nova* 2: 460-466.
- Averianov, A.O. 2000. Mammals from the Mesozoic of Kirgistan, Uzbekistan, Kazakhstan and Tadzhikistan. In: M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin & E.N. Kurochkin (Eds.), *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*: 627-652.
- Averianov, A.O. 2004. New data on Cretaceous flying reptiles (Pterosauria) from Russia, Kazakhstan and Kyrgyzstan. *Paleontological Journal* 38: 426-436.

- Averianov, A.O. & Archibald, J.D. 2005. Mammals from the mid-Cretaceous Khodzhaikul Formation, Kyzylkum Desert, Uzbekistan. *Cretaceous Research* 26: 593-608.
- Averianov, A.O., Leshchinskiy, S.V., Skutschas, P.P. & Rezvyi, A.S. 2003. Pterosaur teeth from the Lower Cretaceous of Russia and Uzbekistan. *Modern Herpetology* 2: 5-11. [in Russian]
- Averianov, A.O., Kurochkin, E.N., Pervushov, E.M. & Ivanov, A.V. 2005. Two bone fragments of ornithocheiroid pterosaurs from the Cenomanian of Volgorad Region, southern Russia. *Acta Palaeontologica Polonica* 50: 289-294.
- Bardet, N., Cappetta, H., Pereda Suberbiola, X., Mouty, M., Al Maleh, A.K., Ahmad, A.M., Khrata, O. & Gannoun, N. 2000. The marine vertebrate faunas from the Late Cretaceous phosphates of Syria. *Geological Magazine* 137: 269-290.
- Bardet, N., Pereda Suberbiola, X. & Jalil, N.-E. 2000. A new polycotyloid from the Late Cretaceous (Turonian) of Morocco. *Comptes Rendus Palevol* 2: 307-315.
- Barrett, P.M., Hasegawa, Y., Makoto, M., Isaji, S. & Matsuoka, H. 2002. Sauropod dinosaurs from the Lower Cretaceous of eastern Asia: taxonomic and biogeographical implications. *Palaeontology* 45: 1197-1217.
- Batchelor, T.J. & Ward, D.J. 1990. Fish remains from a temporary exposure of Hythe Beds (Aptian-Lower Cretaceous) near Godstone, Surrey. *Mesozoic Research* 2: 181-203.
- Beavan, N.P. & Russell, A.P. 1999. An elasmobranch assemblage from the terrestrial-marine transitional Lethbridge Coal Zone (Dinosaur Park Formation: Upper Campanian), Alberta, Canada. *Journal of Paleontology* 73: 494-503.
- Behrensmeyer, A.K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4: 150-162.
- Bell, C.M. & Padian, K. 1995. Pterosaur fossils from the Cretaceous of Chile: evidence for a pterosaur colony on an inland desert plain. *Geological Magazine* 132: 31-38.
- Benton, M.J. 1989. Mass extinctions among tetrapods and the quality of the fossil record, *Philosophical Transactions of the Royal Society, London (B)* 325: 489-491.
- Benton, M.J. 2004. Fossil Tetrapod Families. <http://palaeo.gly.bris.ac.uk/tetrapods/reptiles.html> (site mis à jour le 25/05/2004).
- Benton, M.J., Bouaziz, S., E. Buffetaut, Martill, D., Ouaja, M., Soussi, M. & Trueman, C. 2000. Dinosaurs and other fossil vertebrates from fluvial deposits in the Lower Cretaceous of southern Tunisia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 157: 227-246.
- Bernardez, E. 2002. Los dientes de selaceos del Cretacico de la Depresion Central Asturiana. Thèse de doctorat de l'Université d'Oviedo, inédit: 1-476.
- Bertini, R.J., Marshall, L.G., Gayet, M. & Brito, P. 1993. Vertebrate faunas from Adamantina and Marília formations (Upper Baurú Group, Late Cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 188: 71-101.

- Biddle, J.-P. 1993a. Les Elasmobranches de l'Albien inférieur et moyen (Crétacé inférieur) de la Marne et de la Haute-Marne (France). In: J. Herman, & H. Van Waes (Eds.), *Elasmobranches et Stratigraphie. Service Géologique de Belgique, Bruxelles, Professional Paper 264*: 191-239.
- Biddle, J.-P. 1993b. Découverte d'une faunule d'âge crétacé dans le Miocène moyen du sud-ouest du bassin de Paris. *Cossmanniana*, hors-série 2: 39-42.
- Biddle, J.-P. & Landemaine, O. 1988. Contribution à l'étude des Sélaciens du Crétacé du Bassin de Paris. Découverte de quelques nouvelles espèces associées à une faune de type wealdien dans le Barrémien supérieur (Crétacé inférieur) des environs de Troyes (Aube). *Musée de Saint-Dizier, Cahier 2*: 22 pp.
- Bilelo, A.M. 1969. The fossil shark genus *Squalicorax* in North-Central Texas. *Texas Journal of Science* 20: 339-348.
- Billon-Bruyat, J.-P. 2003. Les écosystèmes margino-littoraux du Jurassique terminal et du Crétacé basal d'Europe occidentale. Thèse de doctorat de l'Université de Poitiers, inédit: 254 pp.
- Blakey, R.C. 2004. Global paleogeographic views of Earth history - Late Precambrian to Recent. <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/globaltext2.html>.
- Blob, W.R. & Fiorillo, A.R. 1996. The significance of vertebrate microfossil size and shape distributions for faunal abundance reconstructions: a Late Cretaceous example. *Palaeobiology* 22: 422-435.
- Boisselier, A. 1881. Note sur les assises inférieures du Cénomanien à l'embouchure de la Charente. *Comptes Rendus de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences*, 10ème session: 568-574.
- Bonde, N. 2004. An Early Cretaceous (Ryazanian) fauna of "Purbeck-Wealden type" at Robbedale, Bornholm, Denmark. In: G. Arratia & A. Tintori (Eds.), *Mesozoic Fishes 3 - Systematics, Palaeoenvironments and Biodiversity*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil München, Deutschland: 507-528.
- Bor, T.J., 1983. A new species of *Rhinobatos* (Elasmobranchii, Batomorphii) from the Upper Maastrichtian of the Netherlands and Belgium. *Geologie en Mijnbouw* 62: 297-300.
- Bosence, D.W.J. 1979. Live and dead faunas from coralline algal gravels, Co. Galway, Eire. *Palaeontology* 19: 365-395.
- Boss, S.K. 1994. Early sequence evolution on carbonate platforms: An actualistic model from northern Great Bahama Bank. Thèse de doctorat de l'Université de Caroline du Nord, Chapel Hill, inédit: 818 pp.
- Bouaziz, S., Buffetaut, E., Ghanmi, M., Jaeger, J.-J., Martin, M., Mazin, J.-M. & Tong, H. 1988. Nouvelles découvertes de vertébrés fossiles dans l'Albien du sud tunisien. *Bulletin de la Société géologique de France* 4 : 335-339.
- Boyne, P.J. 1970. Study of the chronologic development and eruption of teeth in elasmobranches. *Journal of Dental Research* 49: 556-560.
- Brett, C.E. 1995. Sequence stratigraphy, biostratigraphy and taphonomy in shallow marine environments. *Palaios* 10: 597-616.

- Brinkman, D.B. 1990. Paleoeology of the Judith River Formation (Campanian) of Dinosaur Provincial Park, Alberta, Canada: Evidence from vertebrate microfossil localities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 78: 37-54.
- Brinkman, D.B. 2003. A review of non-marine turtles from the Late Cretaceous of Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences* 40: 557-571.
- Brinkman, D.B., Russell, A.P., Eberth, D.A. & Peng, J. 2004. Vertebrate palaeocommunities of the lower Judith River Group of southeastern Alberta, Canada, as interpreted from vertebrate microfossil assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 213: 295-313.
- Brinkmann, W. 1992. Die Krokodilier-Fauna aus der Unter-Kreide (Ober-Barremium) von Uña (Provinz Cucena, Spanien). *Berliner Geowissenschaftliche (E)* 5: 1-121.
- Brito, P.M. 1992. Nouvelles données sur l'anatomie et la position systématique de *Tribodus limae* Brito & Ferreira, 1989 (Chondrichthyes, Elasmobranchii) du Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (N-E Brésil). *Geobios, mémoire spécial* 14: 143-150.
- Brito, P.M. & Ferreira, P.L.N. 1989. The first Hybodont Shark *Tribodus limae* nov. gen., nov. sp., from the Lower Cretaceous of Chapada do Araripe (North-East Brazil). *Anais de Academia Brasileira de Ciências* 61: 53-57.
- Broschinski, A. 2000. The lizards from the Guimarota mine. In: T. Martin & B. Krebs (Eds.), *Guimarota - A Jurassic Ecosystem*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil München, Deutschland.: 59-68.
- Buckley, G.A. & Brochu, C.A. 1999. An enigmatic new crocodile from the Upper Cretaceous of Madagascar. *Special Papers in Palaeontology* 60: 149-165.
- Buffetaut, E. 1975. Sur l'anatomie et la position systématique de *Bernissartia fagesii* Dollo, L., 1883, crocodilien du Wealdien de Bernissart, Belgique. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 51: 1-20.
- Buffetaut, E. 1981. Die biogeographische Geschichte der Krokodilier, mit Beschreibung einer neuen Art, *Araripesuchus wegneri*. *Geologische Rundschau* 70: 611-624.
- Buffetaut, E. 1985. Présence de Trematochampsidae (Crocodylia, Mesosuchia) dans le Crétacé supérieur du Brésil. Implications paléobiogéographiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série IIa* 301: 1221-1224.
- Buffetaut, E. 1989a. Archosaurian reptiles with Gondwanan affinities in the Cretaceous of Europe, *Terra Nova* 1: 69-74.
- Buffetaut, E. 1989b. Une vertèbre de dinosaure titanosauridé dans le Cénomaniens du Mans et ses implications paléobiogéographiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série IIa* 309: 437-443.
- Buffetaut, E. 1994. A new crocodilian from the Cretaceous of southern Morocco. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série IIa* 319: 1563-1568.
- Buffetaut, E. & Brignon, A. 1999. Une dent de Nodosauridé (Dinosauria, Ankylosauria) dans le Cénomaniens de Touraine. *Géologie de la France* 1: 49-52.
- Buffetaut, E. & Pouit, D. 1994. Restes de dinosaures et de crocodiliens dans le Crétacé supérieur du Centre-Ouest de la France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série IIa* 319: 253-259.

- Buffetaut, E. & Ford, R.L.E. 1979. The crocodilian *Bernissartia* in the Wealden of the Isle of Wight. *Palaeontology* 22: 905-912.
- Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 2004. Comparative odontology of sauropod dinosaurs from Thailand. *Revue de Paléobiologie*, volume spécial 9: 151-159.
- Buffetaut, E. & Taquet, P. 1979. Un nouveau crocodilien mésosuchien dans le Campanien de Madagascar : *Trematochampsia oblita*, n. sp. *Bulletin de la Société géologique de France* 21: 183-188.
- Buffetaut, E. & Wellnhofer, P. 1980. Der Krokodilier *Teleorhinus* Osborn, 1904 (Mesosuchia, Pholidosauridae) im Regensburger Grünsandstein (Obercenoman). *Mitteilungen der Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* 20: 83-94.
- Buffetaut, E., Pouit, D. & Taquet, P. 1980. Une dent de Dinosaurien Ornithopode remaniée dans les faluns miocènes de Doué-Douces (Maine-et-Loire), *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France* 5: 200-202.
- Buffetaut, E., Cappetta, H., Gayet, M., Martin, M., Moody, R.T.J., Rage, J.-C., Taquet, P. & Wellnhofer, P. 1981. Les vertébrés de la partie moyenne du Crétacé en Europe. *Cretaceous Research* 2: 275-281.
- Buffetaut, E., Marandat, B. & Sigé, B. 1986. Découverte de dents de deinonychosaures (Saurischia, Theropoda) dans le Crétacé supérieur du sud de la France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, série Ila 303: 1393-1396.
- Buffetaut, E., Pouit, D., Rigollet, L. & Archambeau, J.-P. 1989. Poissons et reptiles continentaux du Purbeckien de la région de Cognac (Charente). *Bulletin de la Société géologique de France* 5: 1065-1069.
- Buffetaut, E., Cuny, G. & Le Lœuff, J. 1991. French dinosaurs: the best record in Europe? *Modern Geology* 16: 17-42.
- Buffetaut, E., Clarke, J.B. & Le Lœuff, J. 1996. A terminal Cretaceous pterosaur from the Corbières (southern France) and the problem of pterosaur extinction. *Bulletin de la Société géologique de France* 167: 753-759.
- Buffetaut, E., Costa, G., Le Lœuff, J., Martin, M., Cavin, L., Rage, J.-C., Valentin, X. & Tong, H. 1996. An Early Campanian vertebrate fauna from the Villeveyrac Basin (Hérault, southern France), *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1996: 1-16.
- Buffetaut, E., Le Lœuff, J., Cavin, L., Duffaud, S., Gheerbrant, E., Laurent, Y., Martin, M., Rage, J.-C., Tong, H. & Vasse, D. 1997. Late Cretaceous non-marine vertebrates from southern France: a review of recent finds. *Geobios*, mémoire spécial 20: 101-108.
- Buffetaut, E., Le Lœuff, J., Tong, H., Duffaud, S., Cavin, L., Garcia, G. & Ward, D. 1999. Association culturelle, archéologique et paléontologique de Cruzy, Un nouveau gisement de vertébrés du Crétacé supérieur à Cruzy (Hérault, Sud de la France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, série Ila 328: 203-208.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Le Lœuff, J., Cuny, G., Tong, H. & Khansubha, S. 2002. A review of the Sauropod Dinosaurs of Thailand. The Symposium on Geology of Thailand, Bangkok: 95-101.

- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Tong, H., Cuny, G. & Cavin, L. 2003. A pterodactyloid tooth from the Sao Khua Formation (Early Cretaceous) of Thailand. *Maharakham University Journal* 22: 92-98.
- Buffrénil V., de & Rage, J.-C. 1993. La « pachyostose » vertébrale de *Simoliophis* (Reptilia, Squamata) : données comparatives et considérations fonctionnelles. *Annales de Paléontologie* 79: 315-335.
- Buscalioni, A.D. & Ortega, F. 2002. The European Upper Cretaceous fossil record. *Sargetia, Series Scientia Naturae, Deva* 19: 5-11
- Buscalioni, A.D. & Sanz, J.L. 1990a. The small crocodile *Bernissartia fagesii* from the Lower Cretaceous of Galve (Teruel, Spain). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 60: 129-150.
- Buscalioni, A.D. & Sanz, J.L. 1990b. La familia Atoposauridae: una aproximación a la historia de los crocodilos enanos. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 1: 77-89.
- Buscalioni, A.D., Ortega, F. & Vasse, D. 1997. New crocodiles (Eusuchia : Alligatoroidea) from the Upper Cretaceous of Southern Europe. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série IIa* 325: 525-530.
- Buscalioni, A.D., Ortega, F. & Vasse, D. 1999. The upper Cretaceous crocodilian assemblage from Laño (Northcentral Spain): implications in the knowledge of the finicretaceous European faunas. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava* 14: 213-233.
- Buscalioni, A.D., Pérez-Moreno, B.P. & Sanz, J.L. 2003. Pattern of biotic replacement in modern crocodiles during Late Cretaceous. *Coloquios de Paleontología Volumen Extraordinario* 1: 77-93.
- Buscalioni, A.D., Schulp, A.S., Jagt, J.W.M., Hanna, S.S. & Hartman, A.F. 2004. Late Cretaceous neosuchian crocodiles from the Sultanate of Oman. *Cretaceous Research* 25: 267-275.
- Butler, P.M. 1978. A new interpretation of the mammalian teeth of tribosphenic pattern from the Albian of Texas. *Breviora* 446: 1-27.
- Caldwell, M.W. 1999. Description and phylogenetic relationships of a new species of *Coniasaurus* Owen, 1850. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 438-455.
- Caldwell, M.W. 2000. An aquatic squamate reptile from the English Chalk: *Dolichosaurus longicollis* Owen, 1850. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 720-735
- Caldwell, M.W. & Albino, A.M. 2001. Palaeoenvironment and palaeocology of three Cretaceous snakes: *Pachyophis*, *Pachyrhachis*, and *Dinilysia*. *Acta Palaeontologica Polonica* 46: 203-218.
- Caldwell, M.W. & Cooper, J.A. 1999. Redescription, palaeobiogeography and palaeoecology of *Coniasaurus grassidens* Owen, 1850 (Squamata) from the Lower Chalk (Cretaceous; Cenomanian) of SE England. *Zoological Journal of the Linnean Society* 127: 423-452.
- Calvo, J.O. 1994. Jaw mechanics in sauropod dinosaurs. In: V.F. Santos, M. Lockley, C. Meyer & P. Dantas (Eds.), *Aspects of Sauropod Paleobiology*, *Gaia* 10: 183-194.
- Calvo, J.O. 1999. Dinosaurs and other vertebrates of the Lake Ezequiel Ramos Mexia area, Neuquén – Patagonia, Argentina. In: Y. Tomida, T.H. Rich & P. Vickers-Rich (Eds.), *Proceedings of the Second Dinosaur Symposium, National Science Museum Monographs* 15, Tokyo: 13-45.

- Candeiro, C.R.A., Abranches, C.T., Abrantes, E.A., Avilla, L.S., Martins, V.C., Moreira, A.L., Torres, S.R. & Bergqvist, L.P. 2004. Dinosaurs remains from western São Paulo state, Brazil (Bauru Basin, Adamantina Formation, Upper Cretaceous). *Journal of South American Earth Sciences* 18: 1-10.
- Canudo, J.I. & Ruiz-Omeñaca, J.I. 2003. Los restos directos de dinosaurios terópodos (excluyendo Aves) en España. In: F. Pérez-Lorente (Ed.), *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España*. Fundación Patrimonio Paleontológico de La Rioja, Instituto de Estudios Riojanos, Universidad de La Rioja, Logroño. Colección Ciencias de la Tierra 26: 269-312.
- Cappetta, H. 1972. Les poissons crétacés et tertiaires du Bassin des Iullemmeden (République du Niger). *Palaeovertebrata* 5: 179-251.
- Cappetta, H. 1973. Selachians from the Carlile Shale (Turonian) of South Dakota. *Journal of Paleontology* 47: 504-514.
- Cappetta, H. 1974. Sclerorhynchidae nov. fam., Pristidae et Pristiophoridae: un exemple de parallélisme chez les sélaciens. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série IIA* 278: 225-228.
- Cappetta, 1980a. Les sélaciens du Crétacé supérieur du Liban. 1: Requins. *Palaeontographica* (A) 168: 69-148.
- Cappetta, 1980b. Les sélaciens du Crétacé supérieur du Liban. 2: Batoïdes. *Palaeontographica* (A) 168: 149-229.
- Cappetta, H. 1981. Sur la découverte des genres *Ischyrhiza* et *Ptychotrygon* (Selachii, Batomorphii) dans le Crétacé supérieur de Vendée (France). *Geobios* 14: 807-812.
- Cappetta, H. 1986. Types dentaires adaptatifs chez les sélaciens actuels et post-paléozoïques, *Palaeovertebrata* 16: 57-76.
- Cappetta, H. 1987a. Extinctions et renouvellement fauniques chez les Sélaciens post-jurassiques. *Mémoires de la Société Géologique de France* 150: 113-131.
- Cappetta, H. 1987b. Chondrichthyes II - Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. In: H.-P. Schultze (Ed.), *Handbook of Paleoichthyology* 3B, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York: 193 pp.
- Cappetta, H. 1989. Sélaciens nouveaux ou peu connus du Crétacé supérieur du Maroc. *Mesozoic Research* 5: 1-8.
- Cappetta, H. 1991. Découverte de nouvelles faunes de sélaciens (Neoselachii) dans les phosphates maastrichtiens de la Mer Rouge, Egypte. *Münchener Geowissenschaftliche, Abhandlungen* (A) 19: 17-56.
- Cappetta, H. 1992. Nouveaux Rhinobatoidei (Neoselachii, Rajiformes) à denture spécialisée du Maastrichtien du Maroc. Remarques sur l'évolution dentaire des Rajiformes et des Myliobatiformes. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 187: 31-52.
- Cappetta, H. 2004. Sur une nouvelle espèce de *Ptychotrygon* (Neoselachii: Rajiformes) du Turonien supérieur de Touraine, France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 2004: 41-52.
- Cappetta, H. & Case, G.R. 1975a. Contribution à l'étude des sélaciens du groupe Monmouth (Campanien-Maastrichtien) du New Jersey. *Palaeontographica* A 151: 1-46.

- Cappetta, H. & Case, G.R. 1975b. Sélaciens nouveaux du Crétacé du Texas. *Geobios* 8: 303-307.
- Cappetta, H. & Case G.R. 1999. Additions aux faunes de sélaciens du Crétacé du Texas (Albien supérieur-Campanien). *Palaeo Ichthyologica* 9: 5-111.
- Cappetta, H. & Corral, J.C. 1999. Upper Maastrichtian selachians from the Condado de Treviño (Basque-Cantabrian Region, Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava* 14: 339-372.
- Cappetta, H. & Odin, G.S. 2001. Les sélaciens du Campanien-Maastrichtien de Tercis-les-Bains (SO France). In: G.S. Odin (Ed.), *The Campanian-Maastrichtian Boundary*. Elsevier, Amsterdam: 645-651.
- Carpenter, K. 1990. Ankylosaur systematics: example using *Panoplosaurus* and *Edmontonia* (Ankylosauria: Nodosauridae). In: K. Carpenter & P.J. Currie (Eds.), *Dinosaur Systematics: Approches and Perspectives*, Cambridge University Press: 281-298.
- Carpenter, K. 1996. A review of short-necked plesiosaurs from the Cretaceous of the Western Interior, North America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 201: 259-287.
- Carpenter, K. & Kirkland, J.I. 1998. Review of Lower and Middle Cretaceous ankylosaurs from North America. In: S.G. Lucas, J.I. Kirkland & J.W. Estep (Eds.), *Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems, New Mexico Museum of Natural History and Science* 14: 249-270.
- Carpenter, K., Kirkland, J.I., Burge, D. & Bird, J. 1999. Ankylosaurs (Dinosauria: Ornithischia) of the Cedar Mountain Formation, Utah, and their stratigraphic distribution. In: D.D. Gillette (Ed.), *Vertebrate Paleontology in Utah*, Miscellaneous Publications 99-1, Utah Geological Survey, Salt Lake City: 243-251.
- Carpenter, K., DiCrocce, T., Gilpin, D., Kineer, B., Sanders, F., Tidwell, V. & Shaw A. 2002. Origins of the Early and "Middle" Cretaceous dinosaurs of North America: implications for plate tectonics. *Proceedings of the International Symposium on New Concepts in Global Tectonics*, Otero College, La Junta: 289-308.
- Casanovas, M.L., Pereda Suberbiola, X.P., Santafé, J.V. & Weishampel, D.B. 1999. A primitive euhadrosaurian dinosaur from the uppermost Cretaceous of the Ager syncline (southern Pyrenees, Catalonia). *Geologie en Mijnbouw* 78: 345-356.
- Case, G.R. 1978. A new Selachian fauna from the Judith River Formation (Campanian) of Montana. *Palaeontographica (A)* 160 : 176-205.
- Case, G.R. 1987. A new Selachian fauna from the late Campanian of Wyoming (Teapot Sandstone Member, Mesaverde Formation, Big Horn Basin). *Palaeontographica (A)* 197: 1-37.
- Case, G.R. 1991. Selachians (Sharks) from the Tupelo Tongue of the Coffee Sand (Campanian, Upper Cretaceous) in northern Lee County, Mississippi. *Mississippi Geology* 11: 1-8.
- Case, G.R. 2001. A new selachian fauna from the Corelaine Formation (Upper Cretaceous / Cenomanian) of Minnesota. *Palaeontographica (A)* 261: 103-112.
- Case, G.R. & Cappetta, H. 1997. A new Selachian fauna from the late Maastrichtian of Texas (Upper Cretaceous/Navarroan ; Kemp formation). *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 34: 131-189.

- Case, G.R. & Cappetta, H. 2004. Additions to the elasmobranch fauna from the Upper Cretaceous of New Jersey (Middle Maastrichtian, Navesink Formation). *Palaeovertebrata* 33: 1-16.
- Case, G.R. & Schwimmer, D.R. 1988. Late Cretaceous fish from the Blufftown Formation (Campanian) in western Georgia. *Journal of Palaeontology* 62: 290-301.
- Casier, E. 1961. Matériaux pour la faune ichthyologique éocétacique du Congo. *Annales du Musée Royal d'Afrique Centrale*, série 8, Sciences Géologiques 39: 96 pp.
- Castro, J.I. 2000. The biology of the nurse shark off the Florida east coast and the Bahama Islands. *Environmental Biology of Fishes* 58: 1-22.
- Cavin, L. 1999. Occurrence of a juvenile teleost, *Enchodus* sp., in a fish gut content from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco. *Special Paper in Palaeontology* 60: 57-72.
- Cavin, L. & Brito, P.M. 2001. A new Lepisosteidae (Actinopterygii: Ginglymodi) from the Cretaceous of the Kem Kem beds, southern Morocco. *Bulletin de la Société géologique de France* 172: 661-670.
- Cavin, L., Martin, M. & Valentin, X. 1996. Découverte d'*Atractosteus africanus* (Actinopterygii, Lepisosteidae) dans le Campanien inférieur de Ventabren (Bouches-du-Rhône, France). Implications paléobiogéographiques. *Revue de Paléobiologie* 15: 1-7.
- Cavin, L., Boudad, L., Duffaud, S., Kabiri, L., Le Lœuff, J., Rouget, I. & Tong, H. 2001. L'évolution paléoenvironnementale des faunes de poissons du Crétacé supérieur du bassin de Tafilalet et des régions avoisinantes (Sud-Est du Maroc) : implications paléobiogéographiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, série IIA 333 : 677-683.
- Chure, D.J., Manabe, M., Tanimoto, M. & Tomida, Y. 1999. An unusual theropod tooth from the Mifune Group (Late Cenomanian to Early Turonian), Kumanoto, Japan. In: Y. Tomida, T.H. Rich & P. Vickers-Rich (Eds.), *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*, *National Science Museum Monographs* 15, Tokyo: 291-296.
- Cifelli, R.L. 1990. Cretaceous mammals of southern Utah. I. Marsupial mammals from the Kaiparowits Formation (Judithian). *Journal of Vertebrate Paleontology* 10: 295-319.
- Cifelli, R.L., Kirkland, J.I., Weil, A., Deino, A.L. & Kowallis, B.J. 1997. High-precision $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ geochronology and the advent of North America's Late Cretaceous terrestrial fauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 94: 11163-11167.
- Cifelli, R.L., Nydam, R.L., Gardner, J.D., Weil, A., Eaton, J.G., Kirkland, J.I. & Madsen, S.K. 1999. Medial Cretaceous vertebrates from the Cedar Mountain Formation, Emery County, Utah: the Mussentuchit local fauna. In: D.D. Gillette (Ed.), *Vertebrate Paleontology in Utah*, Miscellaneous Publications 99-1, Utah Geological Survey, Salt Lake City: 219-242.
- Coombs, W.P., Jr. 1990. Teeth and taxonomy in ankylosaurs. In: K. Carpenter & P.J. Currie (Eds.), *Dinosaur Systematics: Approaches and Perspectives*, Cambridge University Press: 269-279.
- Coombs, W.P., Jr. 1995. A new nodosaurid ankylosaur (Dinosauria: Ornithischia) from the Lower Cretaceous of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 298-312.
- Coombs, W.P., Jr. & Deméré, T.A. 1996. A Late Cretaceous nodosaurid ankylosaur (Dinosauria : Ornithischia) from marine sediments of coastal California. *Journal of Paleontology* 70: 311-326.

- Compagno, L.J.V. 2001. Sharks of the World. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Volume 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes*, no. 1, volume 2, Rome: 269 pp.
- Compagno, L.J.V. 2003. *Sharks of the order Carcharhiniformes*. The Blackburn Press, Caldwell, 486 pp.
- Company, J., Galobart, A. & Gaete, R. 1998. First data on the hadrosaurid dinosaurs from the upper Cretaceous of Valencia. *Oryctos* 1: 121-126.
- Company, J., Pereda Suberbiola, X., Ruiz-Omenaca, J.I. & Buscalioni, A.D. 2005. A new species of *Doratodon* (Crocodyliformes: Ziphosuchia) from the Late Cretaceous of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 343-353.
- Cook, E. 1995. Taphonomy of two non-marine Lower Cretaceous bone accumulations from southeastern England. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 116: 263-270.
- Coquand, H. 1856. Notice sur la formation crétacée du département de la Charente. *Bulletin de la Société géologique de France*, 2^{ème} série, XIV: 55-98.
- Coquand, H. 1857a. Position de *Ostrea columba* et *biauriculata* dans le groupe de la craie inférieure. *Bulletin de la Société Géologique de France* 14: 745-766.
- Coquand, H. 1857b. Réunion extraordinaire à Angoulême. Séance du lundi 7 septembre 1857. *Bulletin de la Société Géologique de France* 14: 843-854.
- Coquand, H. 1858. *Description physique, géologique, paléontologique et minéralogique du département de la Charente*. Tome premier. Dodivers & Cie, Besançon: 452 pp.
- Coquand, H. 1859. Synopsis des animaux et des végétaux fossiles observés dans la formation crétacée du sud-ouest de la France. *Bulletin de la Société Géologique de France* 16: 945-1023.
- Coquand, H. 1860. *Description physique, géologique, paléontologique et minéralogique du département de la Charente*. Tome deuxième. Balatier, Feissat et Demonchy, Marseille: 420 pp.
- Cotillon, P. 1989. Les temps médio-crétacés : une singularité au cours de l'histoire du Phanérozoïque ? *Geobios*, mémoire spécial 11: 11-24.
- Csiki, Z. & Grigorescu, D. 1998. Small theropods from the Late Cretaceous of the Hateg Basin (western Romania) - an unexpected diversity at the top of the food chain. *Oryctos* 1: 87-104.
- Cummins, H., Powell, E.N., Stanton, R.J., Jr. & Staff, G. 1986. The rate of taphonomic loss in modern benthic habitats: how much of the potentially preservable community is preserved? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 52: 291-320.
- Cuny, G., Jaeger, J.-J., Mahboubi, M. & Rage, J.-C. 1990. Les plus anciens serpents (Reptilia, Squamata) connus. Mise au point sur l'âge géologique des serpents de la partie moyenne du Crétacé. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, série IIa 311: 1267-1272.
- Cuny, G., Buffetaut, E., Cappetta, H., Martin, M., Mazin, J.-M. & Rose, J.-M. 1991. Nouveaux restes de vertébrés du Jurassique terminal du Boulonnais (Nord de la France), *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 180 : 323-347.

- Cuny, G., Suteethorn, V., Buffetaut, E. & Ouaja, M. 2001. Freshwater hybodont sharks in the Aptian-Albian of Tunisia and Thailand. In: B. Ferre, M. Fouray & J. Tabouelle (Eds.), Colloque sur le Cénomaniien, *Bulletin de la Société d'étude des Sciences naturelles d'Elbeuf*: 27-29.
- Cuny, G., Ouaja, M., Srarfi, D., Schmitz, L., Buffetaut, E. & Benton, M.J. 2004. Fossil sharks from the Early Cretaceous of Tunisia. *Revue de Paléobiologie*, volume spécial 9: 127-142.
- Currie, P.J. 1987. Bird-like characteristics of the jaws and teeth of troodontid theropods (Dinosauria, Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 7: 72-81.
- Currie, P.J., Rigby, J.K. & Sloan, R.E. 1990. Theropod teeth from the Judith River Formation of Southern Alberta, Canada. In: K. Carpenter & P.J. Currie (Eds.) *Dinosaur Systematics: Approches and Perspectives*, Cambridge University Press: 107-125.
- Dalinkevicius, J.A. 1935. On the fossil fishes of the Lithuanian Chalk. I. Selachii. *Mémoires de la Faculté des Sciences de l'Université de Vitautas le Grand* 9: 247-305.
- Dalla Vecchia, F.M., Arduini, P. & Kellner, A.W.A. 2001. The first pterosaur from the Cenomanian (Late Cretaceous) Lagerstätten of Lebanon. *Cretaceous Research* 22: 219-225.
- Dal Sasso C. & Pinna G. 1997. *Aphanizocnemus libanensis* n. gen. n. sp., a new dolichosaur (Reptilia, Varanoidea) from the Upper Cretaceous of Lebanon. *Paleontologia Lombarda*, Nuova Serie, 7: 3-31.
- Davis, J.W. 1887. The fossil fishes of the chalk of Mount Lebanon, in Syria. *Scientific Transactions of the Royal Dublin Society* 3, 457-636.
- Davis, J.W. 1890. On the fossil fish of the Cretaceous formations of Scandinavia. *Scientific Transactions of the Royal Dublin Society* 4: 363-434.
- Dejax, J. & Masure, E. 2005. Analyse palynologique de l'argile lignitifère à ambre de l'Albien terminal d'Archingeay (Charente-Maritime, France). *Comptes Rendus Palevol* 4: 53-65.
- Depéret, C. & Savornin, J. 1927. La faune de reptiles et de poissons albiens de Timimoun (Sahara algérien). *Bulletin de la Société Géologique de France* 27: 257-265.
- Dixon, F. 1850. *The Geology and Fossils of the Cretaceous and Tertiary Formations of Sussex* (1st edition). R. & J. Taylor (Eds.), London: 422 pp.
- Duffin, C.J. 1985. Revision of the hybodont selachian genus *Lissodus* Brough (1935). *Palaeontographica* (A), 188: 105-152.
- Duffin, C.J. 2001. Synopsis of the selachian genus *Lissodus* Brough, 1935. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 221: 145-218.
- Duffin, C.J. & Reynders, J.P.H. 1995. A fossil Chimaeroid from the Gronsveld Member (Late Maastrichtian, Late Cretaceous) of northeast Belgium. In: J. Herman & H. Van Waes (Eds.), Elasmobranches et Stratigraphie. *Service Géologique de Belgique, Bruxelles, Professional Paper* 278: 111-156.
- Duffin, C.J. & Sigogneau-Russell, D. 1993. Fossil shark teeth from the Early Cretaceous of Anoual, Morocco. In: J. Herman & H. Van Waes (Eds.), Elasmobranches et Stratigraphie. *Service Géologique de Belgique, Bruxelles, Professional Paper* 264: 175-189.

- Dutheil, D. 1999. An overview of the freshwater fish fauna from the Kem Kem beds (Late Cretaceous: Cenomanian) of southeastern Morocco. In: G. Arratia & H.-P. Schultze (Eds.), *Mesozoic Fishes 2 - Systematics and Fossil Record*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil München, Deutschland: 553-563.
- Dutheil, D. 2000. Les Cladistia du Cénomanien continental du Sud-Est marocain et les ichthyofaunes associées. Implications biostratigraphiques, taphonomiques, paléoécologiques et paléobiogéographiques. Diplôme E.P.H.E., inédit: 110 pp.
- Dutra, M.F.A. & Malabarda, M.C.S.L. 2001. Peixes do Albiano-Cenomaniano do Grupo Itapecuru, Estado do Maranhão, Brasil. In: D.F. Rossetti, A.M. Góes & W. Truckenbrodt (Eds.), *O Cretáceo na Bacia São Luís-Grajaú*, Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém: 191-208.
- Eaton, J.G. & Kirkland, J.I. 2003. Diversity patterns of nonmarine Cretaceous vertebrates of the Western Interior Basin. In: P.J. Harries (Ed.), *Approaches in High-Resolution Stratigraphic Paleontology*, Kluwer academic Publishers: 263-313.
- Eaton, J.G., Cifelli, R.L., Hutchison, J.H., Kirkland, J.I. & Parrish, J.M. 1999. Cretaceous vertebrate faunas from the Kaiparowits Plateau, south-central Utah. In: D.D. Gillette (Ed.), *Vertebrate Paleontology in Utah*, Miscellaneous Publications 99-1, Utah Geological Survey, Salt Lake City: 345-353.
- Eberth, D.A. 1990. Stratigraphy and sedimentology of vertebrate microfossil sites in the uppermost Judith River Formation (Campanian), Dinosaur Provincial Park, Alberta, Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 78: 1-36.
- Eberth, D.A. & Brinkman, D.B. 1997. Paleocology of an estuarine, incised-valley fill in the Dinosaur Park Formation (Judith River Group, Upper Cretaceous) of Southern Alberta, Canada. *Palaaios* 12: 43-58.
- Estes, R. 1964. Fossil vertebrates from the Late Cretaceous Lance Formation, Eastern Wyoming. *Publications in Geological Sciences, University of California* 49: 1-180.
- Estes, R. 1969. Studies on fossil phyllodont fishes: interrelationships and evolution in the Phyllodontidae (Albuloidae). *Copeia* 2: 317-331.
- Estes, R. & Berberian, P. 1970. Paleocology of Late Cretaceous vertebrate community from Montana. *Breviora* 343: 1-35.
- Estes, R. & Sanchíz, B. 1982. Early Cretaceous lower vertebrates from Galve (Teruel), Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 2: 21-39.
- Evans, S.E. 1998. Lepidosaurian faunas from the Early Cretaceous: a clade in transition. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History* 14: 195-200.
- Evans, S.E. & Searle, B. 2002. Lepidosaurian reptiles from the Purbeck Limestone Group of Dorset, southern England. *Special Papers in Palaeontology* 68: 145-159.
- Evans, S.E., Milner, A.R. & Mussett, F. 1990. A discoglossid frog from the Middle Jurassic of England. *Palaeontology* 33: 299-311.
- Fallaw, W. 1964. *Cylindracanthus* from the Eocene of the Carolinas. *Journal of Paleontology* 38: 128-129.
- Fara, E. & Benton, M.J. 2000. The fossil record of Cretaceous tetrapods. *Palaaios* 15: 161-165.

- Fara, E. 2002. Sea-level variations and the quality of the continental fossil record, *Journal of the Geological Society, London* 159: 489-491.
- Fejfar, O., Košťák, M., Kvaček, J., Mazuch, M. & Moučka, M. 2005. First Cenomanian dinosaur from Central Europe (Czech Republic). *Acta Palaeontologica Polonica* 50: 295-300.
- Fiorillo, A.R. 1988. Taphonomy of Hazard Homestead Quarry (Ongalla Group), Hitchcock County, Nebraska. *Contributions to Geology, University of Wyoming* 26: 57-97.
- Fiorillo, A.R. 1999. Non-mammalian microvertebrate remains from the Robinson Eggshell Site, Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous), Emery County, Utah. In: D.D. Gillette (Ed.), *Vertebrate Paleontology in Utah*, Miscellaneous Publications 99-1, Utah Geological Survey, Salt Lake City: 259-268.
- Folie, A. & Codrea, V. 2005. New lissamphibians and squamates from the Maastrichtian of Hațeg Basin, Romania. *Acta Palaeontologica Polonica* 50: 57-71.
- Fürsich, F.T. & Aberhan, M. 1990. Significance of time-averaging for palaeocommunity analysis. *Lethaia* 23: 143-152.
- Gaffney, E.S., Tong, H. & Meylan, P.A. 2002. *Galianemys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Morocco. *American Museum Novitates* 3379: 20 pp.
- Gale, A.S., Hardenbol, J., Hathway, B. Kennedy, W.J., Young, J.R. & Phansalkar, V. 2002. Global correlation of Cenomanian (Upper Cretaceous) sequences : evidence for Milankovitch control on sea level. *Geology* 30: 291-294.
- Gall, J.-C. 1998. *Paléoécologie*. Masson, Paris, 2^{ème} édition: 239 pp.
- Galton, P.M. 1995. The species of the basal hypsilophodontid dinosaur *Thescelosaurus* Gilmore (Ornithischia: Ornithopoda) from the Late Cretaceous of North America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 198: 297-311.
- Galton, P.M. 1996. Notes on Dinosauria from the Upper Cretaceous of Portugal. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 2: 83-90.
- Galton, P.M. 1999. Cranial anatomy of the hypsilophodontid dinosaur *Bugenasaura infernalis* (Ornithischia: Ornithopoda) from the Upper Cretaceous of North America. *Revue de Paléobiologie* 18: 517-534.
- Garcia, G. & Pereda-Suberbiola, X. 2003. A new species of *Struthiosaurus* (Dinosauria: Ankylosauria) from the Upper Cretaceous of Villeveyrac (southern France). *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 156-165.
- Gardner, J.D. & Cifelli, R.L. 1999. A primitive snake from the Cretaceous of Utah. *Special Papers in Palaeontology* 60: 87-100.
- Gasparini, Z. & L. Salgado, L. 2000. Elasmosauridos (Plesiosauria) del Cretacico Tardio del norte de Patagonia. *Revista Española de Paleontología* 15: 13-21.
- Gayet, M., Meunier, F.J. & Werner, C. 2002. Diversification in Polypteriformes and special comparison with the Lepisosteiformes. *Palaeontology* 45: 361-376.

- Gayet, M., Marshall, L.G., Sempere, T. Meunier, F.J., Cappetta, H. & Rage, J.-C. 2001. Middle Maastrichtian vertebrates (fishes, amphibians, dinosaurs and other reptiles, mammals) from Pajcha Pata (Bolivia). Biostratigraphic, palaeoecologic and palaeobiogeographic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 169: 39-68.
- Gervais, P. 1848-1852. *Zoologie et paléontologie françaises (animaux vertébrés)*. Tome I. Arthus Bertrand, Paris: 271 pp.
- Geyn, W.A.E., van de, 1937. Les élasmobranches du Crétacé marin du Limbourg hollandais. *Natuurhistorisch Maandblad* 26: 16-69.
- Gheerbrant, E. & Astibia, H. 1994. Un nouveau mammifère du Maastrichtien de Laño (Pays Basque espagnol). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, Série IIa 318: 1125-1131.
- Gheerbrant, E. & Astibia, H. 1999. The Upper Cretaceous mammals from Laño (Spanish Basque country). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava* 14: 295-323.
- Gheerbrant, E., Abrial, C. & Cappetta, H. 1997. Nouveaux sites à microvertébrés continentaux du Crétacé terminal des Petites Pyrénées (Haute-Garonne et Ariège, France). *Geobios*, mémoire spécial 20: 257-269.
- Ghosh, P., Bhattacharya, S.K., Sahni, A., Kar, R.K., Mohabey, D.M. & Ambwani, K. 2003. Dinosaur coproliths from the Late Cretaceous (Maastrichtian) Lameta Formation of India: isotopic and other markers suggesting a C₃ plant diet. *Cretaceous Research* 24: 743-750.
- Gischler, E. 2003. Holocene lagoonal development in the isolated carbonate platforms off Belize. *Sedimentary Geology* 159: 113-132.
- Godefroit, P., Bolotsky, Y. L. & Van Itterbeeck, J. 2004. The lambeosaurine dinosaur *Amurosaurus riabinini*, from the Maastrichtian of Far Eastern Russia. *Acta Palaeontologica Polonica* 49: 585-618.
- Godefroit, P., Li, H. & Shang, C.Y. A new primitive hadrosauroid dinosaur from the Early Cretaceous of Inner Mongolia (P.R. China). *Comptes Rendus Palevol*: sous presse.
- Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Perrichot, V., Thévenard, F., Coiffard, C., Philippe, M. & Néraudeau, D. 2004a. Assemblages floristiques de l'Albien-Cénomanien de Charente-Maritime (SO France). *Annales de Paléontologie* 90: 147-159.
- Gomez, B., Néraudeau, D., Vullo, R., Videt, B., Perrichot, V., Daviero-Gomez, V., Thévenard, F. & Coiffard, C. 2004b. Plant and vertebrate fossil-lagerstätten from the Albien-Cenomanian of Charente-Maritime (Western France). Annual Meeting of the Palaeontological Association, Lille 2004, Abstracts for oral presentations: 13.
- Gottfried, M.D., Rabarison, J.A. & Randriamiarimanana, L.L. 2001. Late Cretaceous elasmobranchs from the Mahajanga Basin of Madagascar. *Cretaceous Research* 22, 491-496.
- Greenstein, B.J. 1989. Mass mortality of the West-Indian echinoid *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea): a natural experiment in taphonomy. *Palaos* 4: 487-492.
- Grigorescu, D., Hartenberger, J.-L., Rădulescu, C., Samson, P., & Sudre, J. 1985. Découverte de Mammifères et Dinosaures dans le Crétacé supérieur de Pui (Roumanie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, série IIa, 301: 1365-1368.

- Grigorescu, D., Venczel, M., Csiks, Z. & Limborea, R. 1999. New latest Cretaceous microvertebrate fossil assemblage from the Hațeg Basin (Romania). *Geologie en Mijnbouw* 78: 301-314.
- Gruber, S.H., Nelson, D.R. & Morrissey, J.F. 1988. Patterns of activity and space utilization of lemon sharks, *Negaprion brevirostris*, in a shallow Bahamian lagoon. *Bulletin of Marine Science* 43: 434-453.
- Guélorget, O. 1985. Entre mer et continent. Contribution à l'étude du domaine paralytique. Thèse d'Etat de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, inédit: 721 pp.
- Guillocheau, F., Néraudeau, D., Videt, B., Perrichot, V. & Vullo, R. 2003. La plate-forme carbonatée cenomanienne de Charente : une double approche sédimentologique et paléontologique. Livre excursion pour le 9^{ème} congrès français de sédimentologie, Bordeaux: 1-35.
- Halter, M.C. 1995. Additions to the Fish Fauna of N.W. Europe. 3. Three new species of the genus *Scyliorhinus* from the Late Cretaceous (Campanian and Maastrichtian) of the Limburg area (Belgium and The Netherlands) with a reassignment of four additional fossil species to the genus *Scyliorhinus* sensu stricto. In: J. Herman & H. Van Waes (Eds.), *Elasmobranches et Stratigraphie. Service Géologique de Belgique, Bruxelles, Professional Paper* 278: 65-109.
- Hamm, S.A. 2001. A note on the occurrence of the anacoracid shark *Pseudocorax laevis* from the Smoky Hill Chalk (Upper Cretaceous) of western Kansas. Kansas Academy of Science, Program and Abstracts of the 133rd Kansas Academy of Science Meeting, University of Kansas, Lawrence, 20: 33-34.
- Hammer, O. 2002. Palaeontological community and diversity analysis – brief notes. Paläontologisches Institut und Museum, Zürich: 1-35.
- Hammer, O., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001. PAST: Palaeontological STatistics software for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1-9.
- Hammer, O., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2005. PAST: Palaeontological STatistics. <http://folk.uio.no/ohammer/past>: 1-66.
- Hancock, J.M. 2003. Lower sea levels in the Middle Cenomanian. *Carnets de Géologie / Notebooks on Geology* 2: 1-6.
- Hanson, C.B. 1980. Fluvial taphonomic process: models and experiments. In: A.K. Behrensmeyer & A.P. Hill (Eds.), *Fossils in the making: vertebrate taphonomy and paleoecology*, University of Chicago Press, Chicago: 156-181.
- Hardenbol, J., Thierry, J., Farley, M.B., Jacquin, T., De Graciansky, P.C. & Vail P.R. 1998. Mesozoic-Cenozoic sequence chronostratigraphic framework of European Basins. In: P.C. De Graciansky, J. Hardenbol, T. Jacquin & P.R. Vail (Eds.), *Mesozoic and Cenozoic sequence stratigraphy of European Basins, SEPM Special Publication* 60: 3-13.
- Hassan, H.S. & A.K. Ghosh. 2003. Early Oligocene non-geniculate coralline algal assemblage from Al Bayda formation, Northeast Libya. *Current Science* 84: 582-587.
- Hattin, D.E. 1996. Fossilized regurgitate from Smoky Hill Member of Niobrara Chalk (Upper Cretaceous) of Kansas, USA. *Cretaceous Research* 17: 443-450.
- Head, J.J. 1998. A new species of basal hadrosaurid (Dinosauria, Ornithischia) from the Cenomanian of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 718-738.

- Head, J.J. 2001. A reanalysis of the phylogenetic position of *Eolambia caroljonesa*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 392-396.
- Head, J. & Kobayashi, Y. 2001. Biogeographic histories and chronologies of derived iguanodontians. VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 7: 107-111.
- Henderson, S.W. & Frey, R.W. 1986. Taphonomic redistribution of mollusk shells in a tidal inlet channel, Sapelo Island, Georgia. *Palaaios* 1: 3-16.
- Herman, J. 1977. Les sélaciens des terrains néocrétacés et paléocènes de Belgique des contrées limitrophes. Eléments d'une biostratigraphie intercontinentale. *Mémoires pour servir à l'Explication des Cartes Géologiques et Minières de la Belgique* 15: 401 pp.
- Herman, J. 1982. Die Selachier-Zähne aus der Maastricht-Stufe von Hemmor, Niederelbe (NW-Deutschland). *Geologisches Jahrbuch (A)* 61: 129-159.
- Hinte, J.E., van. 1979. The Coniacian, Santonian and Campanian stratotypes. *Lethaia* 12: 183-187.
- Hirayama, R., Brinkman, D.B. & Danilov, I.G. 2000. Distribution and biogeography of non-marine Cretaceous turtles. *Russian Journal of Herpetology* 7: 181-198.
- Hoffstetter, R. 1959. Un serpent terrestre dans le Crétacé inférieur du Sahara. *Bulletin de la Société Géologique de France* 7, t.1: 897-902.
- Hogarth, P.J. 1999. *The biology of mangroves*. Oxford University Press: 228 pp.
- Holtz, T.R., Jr., Molnar, R.E. & Currie, P.J. 2004. Basal Tetanurae. In: D.B Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria* (2nd edition), University of California Press, Berkeley: 71-110.
- Horner, J.R. 1979. Upper Cretaceous dinosaurs from the Bearpaw Shale (marine) of south-central Montana with a checklist of Upper Cretaceous dinosaur remains from marine sediments in North America. *Journal of Paleontology* 53: 566-578.
- Horner, J.R., Weishampel, D.B. & Forster, C.A. 2004. Hadrosauridae. In: D.B Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria* (2nd edition), University of California Press, Berkeley: 438-463.
- Hückel, U. 1970. Die Fishschiefer von Haqel und Hjoula in der Oberkreide des Libanon. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 135: 113-149.
- Hunt, A.P. 1991. Integrated vertebrate, invertebrate and plante taphonomy of the Fossil Forest area (Fruitland and Kirtland formations: Late Cretaceous), San Juan County, New Mexico, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 88: 85-107.
- Huxley, T.H. 1867. On *Acanthopholis horridus*, a new reptile from the Chalk Marl. *Geological Magazine* 4: 65-67.
- Jacobs, L.L. & Winkler, D.A. 1998. Mammals, archosaurs and the Early to Late Cretaceous transition in north-central Texas. In: Y. Tomida, L.J. Flynn & L.L. Jacobs (Eds.), *Advances in Vertebrate Paleontology and Geochronology, National Science Museum Monographs* 14, Tokyo: 253-280.
- Jacobsen, T. 1987. An ecosystem-level study of a shallow, subtropical, marine lagoon, North Sound, Bimini, Bahamas. Thèse de doctorat, University of Georgia, inédit: 287 pp.

- Jamniczky, H.A., Brinkman, D.B. & Russell, A.P. 2003. Vertebrate microsite sampling: how much is enough? *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 725-734.
- Jennerjahn, T.C. & Ittekkot, V. 2002. Relevance of mangroves for the production and deposition of organic matter along tropical continental margins. *Naturwissenschaften* 89: 23-30.
- Jonet, S. 1981. Contribution à l'étude des vertébrés du Crétacé portugais et spécialement du Cénomanién de l'Estremadure. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 67: 191-300.
- Kellner, A.W.A. & Tomida, Y. 2000. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), Northeastern Brazil. *National Science Museum Monographs* 17, Tokyo: 1-135.
- Kemp, D.J., Kemp, L. & Ward, D. 1990. *An illustrated guide to the British Middle Eocene vertebrates*. Private publication by David Ward, London: 59 pp.
- Kennedy, W.J. & Bayliss, O.H. 1977. The earliest Tissotiid ammonite. *Palaeontology* 20: 901-906.
- Kennedy, W.J. 1986. Campanian and Maastrichtian ammonites from northern Aquitaine, France. *Special Papers in Palaeontology* 36: 1-145.
- Kidwell, S.M. 1991. The stratigraphy of shell concentrations. In: P.A. Allison & D.E.G. Briggs (Eds.), *Taphonomy. Releasing the data locked in the fossil record*, Plenum Press, New York: 211-290.
- Kidwell, S.M. 1993. Taphonomic expressions of sedimentary hiatuses: field observations on bioclastic concentrations and sequence anatomy in low, moderate and high subsidence settings. *Geologische Rundschau* 82: 189-202.
- Kidwell, S.M. 1998. Time-averaging in the marine fossil record: overview of strategies and uncertainties. *Geobios* 30: 977-995.
- Kielan-Jaworowska, Z., Cifelli, R.L. & Luo, Z.-X. 2004. *Mammals from the age of dinosaurs - origins, evolution, and structure*. Columbia University Press, New York: 630 pp.
- Kirkland, J.I. 1998. A new hadrosaurid from the Upper Cedar Mountain Formation (Albian-Cenomanian: Cretaceous) of Eastern Utah – the oldest known hadrosaurid (Lambeosaurine?). In: S.G. Lucas, J.I. Kirkland & J.W. Estep (Eds.), *Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems, New Mexico Museum of Natural History and Science* 14: 283-295.
- Kirkland, J.I. & Parrish, J.M. 1995. Theropod teeth from the Lower and Middle Cretaceous of Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15 (supplement to number 3): 39A.
- Kirkland, J.I., Cifelli, R.L., Britt, B.B., Burge, D.L., DeCourten, F.L., Eaton, J.G. & Parrish, J.M. 1999. Distribution of vertebrate faunas in the Cedar Mountain Formation, east-central Utah. In: D.D. Gillette (Ed.), *Vertebrate Paleontology in Utah*, Miscellaneous Publications 99-1, Utah Geological Survey, Salt Lake City: 201-217.
- Krause, D.W. & Baird, D. 1979. Late Cretaceous mammals east of the North American Western Interior Seaway. *Journal of Paleontology* 53: 562-565.
- Kriwet, J. 1999a. Neoselachier (Pisces, Elasmobranchii) aus der Unterkreide (unteres Barremium) von Galve und Alcaine (Spanien, Provinz Teruel). *Palaeo Ichthyologica* 9: 113-142.

- Kriwet, J. 1999b. *Ptychotrygon geyeri* n. sp. (Chondrichthyes, Rajiformes) from the Utrillas Formation (Upper Albian) of the central Iberian Ranges (East-Spain). *Profil* 16: 337-346.
- Kriwet, J. 1999c. Pycnodont fishes (Neopterygii, †Pycnodontiformes) from the Lower Cretaceous of Uña (Cuenca Province, E-Spain) and branchial teeth in pycnodontid fishes. In: G. Arratia & H.-P. Schultze (Eds.), *Mesozoic Fishes 2: Systematics and the Fossil Record*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil München, Deutschland: 215-218.
- Kriwet, J. 2003. Lancetfish (Neoteleostei, Alepisauroides) from the Early Cretaceous of Alcaine, NE Spain. *Lethaia* 36: 323-331.
- Kriwet, J., & Schmitz, L. 2005. New insight into the distribution and palaeobiology of the pycnodont fish *Gyrodus*. *Acta Palaeontologica Polonica* 50: 49-56.
- Kriwet, J. & Kussius, K. 2001. Paleobiology and paleobiogeography of sclerorhynchid sawfishes (Chondrichthyes, Batomorphii). *Revista Española de Paleontología*, n° extraordinario: 35-46.
- Kriwet, J., Rauhut, O.W.M. & Gloy, U. 1997. Microvertebrate remains (Pisces, Archosauria) from the Middle Jurassic (Bathonian) of southern France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 206: 1-28.
- Kues, B.S., Lehman, T. & Rigby, J.K., Jr. 1980. The teeth of *Alamosaurus sanjuanensis*, a Late Cretaceous sauropod. *Journal of Paleontology* 54: 864-869.
- Lacovara, K.J., Smith, J.R., Smith, J.B., Lamanna, M.C. & Dodson, P. 2001. Coastal depositional environments along the Cretaceous Tethys Seaway of Egypt. *Geological Society of America Abstracts with Program* 33(6).
- Landemaine, O. 1991. Sélaciens nouveaux du Crétacé supérieur du sud-ouest de la France. Quelques apports à la systématique des élasmodontes. Société Amicale des Géologues Amateurs (MNHN, Paris), *SAGA information*, hors-série 1: 1-45.
- Lapparent, A.F., de & Zbyszewski, G. 1957. Les dinosauriens du Portugal. *Mémoires des Services Géologiques du Portugal*, (nouvelle série) 2: 63 pp.
- Lapparent de Broin, F., de. 2000. African chelonians from the Jurassic to the present: phases of development and preliminary catalogue of the fossil record. *Palaeontologia Africana* 36: 43-82.
- Lapparent de Broin, F., de & Murelaga, X. 1996. Une nouvelle faune de chéloniens dans le Crétacé supérieur européen. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, série IIA 323: 729-735.
- Lapparent de Broin, F., de & Murelaga, X. 1999. Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava* 14 (Núm. Espec. 1): 135-211.
- Larsson, H.C.E. & Sidor, C.A. 1999. Unusual crocodyliform teeth from the Late Cretaceous (Cenomanian) of southeastern Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 398-401.
- Laudet F. & Antoine, P.-O. 2005. Caractérisation d'une taphocénose médiolittorale moderne à méso-mammifères terrestres. *Comptes Rendus Palevol* 4: 203-208.
- Lauginiger, E.M., 1984. An Upper Campanian vertebrate fauna from the Chesapeake and Delaware Canal, Delaware. *The Mosasaur* 2, 141-149.

- Laurent, Y., Cavin, L. & Bilotte, M. 1999. Découverte d'un gisement à vertébrés dans le Maastrichtien supérieur des Petites-Pyrénées, *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, série IIA 328: 781-787.
- Laurent, Y., Bilotte, M. & Le Loeuff, J. 2002. Late Maastrichtian continental vertebrates from southwestern France: correlation with marine fauna. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 187: 121-135.
- Ledoux, J.-L., Hartenberger, J.-L., Michaux, J., Sudre, J. & Thaler, L. 1966. Découverte d'un Mammifère dans le Crétacé supérieur à Dinosaures de Champ-Garimond près de Fons (Gard). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, série D 262: 1925-1928.
- Lee, Y.-N. 1996. A new nodosaurid ankylosaur (Dinosauria: Ornithischia) from the Paw Paw Formation (Late Albion) of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 232-245.
- Lee, Y.-N. 1997. The Archosauria from the Woodbine Formation (Cenomanian) in Texas. *Journal of Paleontology* 71: 1147-1156.
- Le Loeuff, J. 1991. The Campano-Maastrichtian vertebrate faunas from southern Europe and their relationships with other faunas in the world; palaeobiogeographical implications. In: E. Buffetaut & W. Riegel (Eds.), Nonmarine Cretaceous correlation. *Cretaceous Research* 12 (special issue): 93-114.
- Le Loeuff, J. & Buffetaut, E. 1991. *Tarascosaurus salluvicus* nov. gen., nov. sp., dinosaure théropode du Crétacé du Sud de la France. *Geobios* 25: 585-594.
- Le Loeuff, J., Buffetaut, E. & Merser, C. 1996. Découverte d'un dinosaure sauropode tithonien dans la région de Cognac (Charente). *Géologie de la France* 2: 79-81.
- Leriche, M. 1902- Révision de la faune Ichthyologique des terrains crétacés du Nord de la France. *Extrait des Annales de la Société Géologique du Nord* 31: 87-154.
- Leriche, M. 1906. Contribution à l'étude des poissons fossiles du nord de la France et des régions voisines. *Mémoires de la Société Géologique du Nord* 5: 1-430.
- Leriche, M., 1929. Les poissons du Crétacé marin de la Belgique et du Limbourg Hollandais (note préliminaire). Les résultats stratigraphiques de leur étude. *Bulletin de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie* 37: 199-299.
- Lewy, Z. & Cappetta, H. 1989. Senonian Elasmobranch teeth from Israël. Biostratigraphic and palaeoenvironmental implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1989: 212-222.
- Liggett, G.A., Shimada, K., Bennett, S.C. & Schumacher, B.A. 2005. Cenomanian (Late Cretaceous) reptiles from northwestern Russell County, Kansas. *Paleobios* 25: 9-17.
- Lim, J.-D., Martin, L.D. & Baek, K.-S. 2001. The first discovery of a brachiosaurid from the Asian continent. *Naturwissenschaften* 88: 82-84.
- Llewellyn, G. & Messing, C.G. 1993. Compositional and taphonomic variations in modern crinoid-rich sediments from the deep-water margin of a carbonate bank. *Palaios* 8: 554-573.
- Longbottom, A.E. & Patterson, C. 2002. Fishes. In: A.B. Smith & D.J. Batten (Eds.), *Fossil of the Chalk* (2nd edition). Palaeontological Association Fields Guides to Fossils 2: 325-343.

- Lucifora, L.O., Cione, A.L., Menni, R.C. & Escalante, A.H. 2003. Tooth row counts, vicariance, and the distribution of the sand tiger shark *Carcharias taurus*. *Ecography* 26: 567-572.
- Lugo, A.E., Sell, M. & Snedaker, S.C. 1976. Mangrove ecosystem analysis. In: C. Patten (Ed.), *System analysis and simulation in ecology*, Academic Press, New York: 113-145.
- Lull, R.S. 1911. Systematic paleontology of the Lower Cretaceous deposits of Maryland: Vertebrata. *Maryland Geological Survey, Lower Cretaceous*: 183-211.
- Luo, Z.-X., Ji, Q., Wible, J.R. & Yuan, C.-X. 2003. An Early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. *Science* 302: 1934-1940.
- Lydekker, R. 1888. *Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum. Part I. Containing the orders Ornithosauria, Crocodilla, Dinosauria, Squamata, Rhynchocephalia, and Proterosauria*. British Museum of Natural History, London: 309 pp.
- Mabesoone, J.M.M. & Tinocoi, M. 1973. Palaeoecology of the Aptian Santana Formation (Northeastern Brazil). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 14: 97-118.
- Macleod, N. 1982. The first North American occurrence of the Late Cretaceous elasmobranch *Ptychodus rugosus* Dixon, with comments on the functional morphology of the dentition and dermal denticles. *Journal of Palaeontology* 56: 403-409.
- Mader, B.J. & Kellner, A.W.A. 1999. A new anhanguerid pterosaur from the Cretaceous of Morocco. *Boletim do Museu Nacional, Geologia* 45: 1-11.
- Maisey, J.G. 1987. Cranial anatomy of the Lower Jurassic shark *Hybodus reticulatus* (Chondrichthyes: Elasmobranchii), with comments on Hybodontid systematics. *American Museum Novitates* 2878: 1-39.
- Maisey, J.G. 2000. Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Research* 21: 281-314.
- Makovicky, P.J. & Norell, M.A. 2004. Troodontidae. In: D.B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria* (2nd edition), University of California Press, Berkeley: 184-195.
- Mantell, G.A. 1822. *The Fossils of the South Downs, or Illustrations of the Geology of Sussex*. Lupton Relfe, London: 372 pp.
- Martill, D.M., 1989. Fungal borings in neoselachian teeth from the lower Oxford Clay of Peterborough. *Mercian Geologist* 12: 1-5.
- Martill, D.M. & Naish, D. 2001. Dinosaur trace fossils: footprints, coproliths and gastroliths. In: D.M. Martill & D. Naish (Eds.), *Dinosaurs of the Isle of Wight*. Palaeontological Association Fields Guides to Fossils 10: 310-323.
- Martin, R.A. 2004. Evolution and zoogeography of freshwater elasmobranchs. In: R.A. Martin & D. MacKinlay (Eds.), *Biology and Conservation of Freshwater Elasmobranchs*. Proceedings of the International Congress on the Biology of Fish, Manaus, Brazil, 2004: 1-14.
- Merson, R.R. & Pratt, H.L., Jr. 2001. Distribution, movements and growth of young sandbar sharks, *Carcharhinus plumbeus*, in the nursery grounds of Delaware Bay. *Environmental Biology of Fishes* 61: 13-24.

- Meyer, C.A. 1991. Burial experiments with marine turtle carcasses and their paleoecological significance. *Palaios* 6: 89-96.
- Meyer, R.L. 1974. Late Cretaceous elasmobranchs from the Mississippi and East Texas embayments of the Gulf Coastal Plain. Thèse de doctorat, Southern Methodist University, Dallas, inédit: 419 pp.
- Mezga, A. & Bajraktarević, Z. 1999. Cenomanian dinosaur tracks on the islet of Fenoliga in southern Istria, Croatia. *Cretaceous Research* 20: 735-746.
- Mikuláš, R., Žitt, J. & Nekovář, Č. 2003. The ichnogenus *Gastrochaenolites* and its tracemakers from firmgrounds of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic). *Ichnos* 10: 15-23.
- Miller, A.I. 1988. Spatial resolution in subfossil molluscan remains: implication for paleo-bioanalyses. *Paleobiology* 14: 91-103.
- Milner, A. 2002a. Reptiles. In: A.B. Smith & D.J. Batten (Eds.), *Fossil of the Chalk*. Palaeontological Association Fields Guides to Fossils 2 (2nd edition): 325-343.
- Milner, A. 2002b. Theropod dinosaurs of the Purbeck Limestone Group, southern England. *Special Papers in Palaeontology* 68: 191-201.
- Milner, A.R. & Batten, D.J. 2002. Life and Environments in Purbeck times. *Special Paper in Palaeontology* 68: 268 pp.
- Moreau, P. 1976. Cadre stratigraphique et rythmes sédimentaires du Cénomanien nord-aquitain (Région de Rochefort). *Bulletin de la Société géologique de France* 7, XVIII: 747-755.
- Moreau, P. 1977. Les environnements sédimentaires marins dans le Cénomanien du Nord du Bassin de l'Aquitaine. *Bulletin de la Société géologique de France* 7, XIX: 281-288.
- Moreau, P. 1987. La transgression cénomaniennne sur la marge nord-aquitaine. Environnements biosédimentaires et paléogéographie. In: J. Salomon (Ed.), Transgressions et régressions au Crétacé. France et régions voisines. *Mémoires Géologiques de l'Université de Dijon* 12: 47-55.
- Moreau, P. 1993a. La transgression cénomaniennne sur la marge septentrionale du Bassin de l'Aquitaine (Charentes). Flanc Nord du Synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d'une invasion marine. Aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. I. Analyse stratigraphique et identification des milieux. Thèse d'Etat, Université de Poitiers, inédit: 505 pp.
- Moreau, P. 1993b. La transgression cénomaniennne sur la marge septentrionale du Bassin de l'Aquitaine (Charentes). Flanc Nord du Synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d'une invasion marine. Aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. II. La sédimentation terrigène et glauconieuse. Caractérisation et distribution des éléments. Thèse d'Etat, Université de Poitiers, inédit: 672 pp.
- Moreau, P. 1993c. La transgression cénomaniennne sur la marge septentrionale du Bassin de l'Aquitaine (Charentes). Flanc Nord du Synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d'une invasion marine. Aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. III. Paléontologie stratigraphique et biochronologie. Paléogéographie et structure. Thèse d'Etat, Université de Poitiers, inédit: 322 pp.
- Moreau, P. 1996. Analyse de la transgression cénomaniennne sur la bordure nord-occidentale du Bassin de l'Aquitaine. *Géologie de la France* 1: 3-16.

- Mornand, J. 1989. Un « cousin » du Tyrannosaure en Anjou. *Bulletin de la Société d'Etudes Scientifiques de l'Anjou* 75: 6-9.
- Moss, S.A. 1967. Tooth replacement in the lemon shark, *Negaprion brevirostris*. In: P.W. Gilbert, R.F. Mathewson & D.P. Rall (Eds.), *Sharks, skates and rays*. John Hopkins Press, Baltimore: 319-329.
- Mulder, E.W.A. 1990. Ein Elasmosaurierzahn aus der oberen Kreide des St. Pietersberges bei Maastricht, Süd-Limburg, Niederlande. *Paläontologische Zeitschrift* 64: 145-151.
- Müller, A. 1989. Selachier (Pisces: Neoselachii) aus dem höheren Campanium (Oberkreide) Westfalens (Nordrhein-Westfalen, NW-Deutschland). *Geologie und Paläontologie in Westfalen* 14: 1-161.
- Müller, A. 1991. Fische aus dem Campan (Oberkreide) der Bohrung Metelen 1001 (Münsterland, NW-Deutschland). *Facies* 24: 129-134.
- Müller, A. & Diedrich, C. 1991. Selachier (Pisces, Chondrichthyes) aus dem Cenomanium von Ascheloh am Teutoburger Wald (Nordrhein-Westfalen, NW-Deutschland). *Geologie und Paläontologie in Westfalen* 20: 1-105.
- Müller, A. & Schöllmann, L. 1989. Neue Selachier (Neoselachii, Squalomorphii) aus dem Campanium Westfalens (NW-Deutschland). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 178: 1-35.
- Murray, A.M. 2000. The Paleozoic, Mesozoic and Early Cenozoic fishes of Africa. *Fish and Fisheries* 1: 111-145.
- Naish D. & Martill, D.M. 2001. Saurichians dinosaurs 1: Sauropods. In: D.M. Martill & D. Naish (Eds.), *Dinosaurs of the Isle of Wight*. Palaeontological Association Fields Guides to Fossils 10: 185-241.
- Naish D., Hutt, S. & Martill, D.M. 2001. Saurichians dinosaurs 2: Theropods. In: D.M. Martill & D. Naish (Eds.), *Dinosaurs of the Isle of Wight*. Palaeontological Association Fields Guides to Fossils 10: 242-309.
- Nelson, J.S. 1994. *Fishes of the World* (3rd edition). John Wiley & Sons, New York: 600 pp.
- Néraudeau, D. & Moreau, P. 1989. Paléoécologie et paléobiogéographie des faunes d'échinides du Cénomanien nord-aquitain (Charente-Maritime, France). *Geobios* 22: 293-324.
- Néraudeau, D. & Villier, L. 1997. Enregistrement des fluctuations environnementales par les échinides irrégulier de la Craie campanienne de Charente-Maritime (SO France). *Annales de la Société géologique du Nord* 5: 175-179.
- Néraudeau, D., Thierry, J. & Moreau, P. 1997. Variation in echinoid biodiversity during the Cenomanian-Early Turonian transgressive episode in Charentes. *Bulletin de la Société géologique de France* 168: 51-61.
- Néraudeau, D., Perrichot, V., Dejax, J., Masure, E., Nel, A., Philippe, M., Moreau, P., Guillocheau, F., & Guyot, T. 2002. Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable): Archingeay (Charente-Maritime, France). *Geobios* 35: 233-240.
- Néraudeau, D., Allain, R., Perrichot, V., Videt, B., de Lapparent de Broin, F., Guillocheau, F., Philippe, M., Rage, J.-C. & Vullo, R. 2003. Découverte d'un dépôt paralique à bois fossile, ambre insectifère et restes d'Iguanodontidae (Dinosauria, Ornithopoda) dans le Cénomanien inférieur de Fouras (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France). *Comptes Rendus Palevol* 2: 221-230.

- Néraudeau, D., Vullo, R., Gomez, B., Perrichot, V. & Videt, B. 2005. Stratigraphie et paléontologie (plantes, vertébrés) de la série paralique Albien terminal-Cénomanién basal de Tonnay-Charente (Charente-Maritime, France). *Comptes rendus Palevol* 4: 79-93.
- Nessov, L.A. 1988. Late Mesozoic amphibians and lizards of Soviet Middle Asia. *Acta Zoologica Cracoviensis* 31: 475-486.
- Nessov, L.A. 1997. *Cretaceous nonmarine vertebrates of Northern Eurasia*. University of St Petersburg, Institute of Earth Crust, St Petersburg: 218 pp. [in Russian]
- Nessov, L.A., Sigogneau-Russell, D. & Russell, D.E. 1994. A survey of Cretaceous tribosphenic mammals from middle Asia (Uzbekistan, Kazakhstan and Tajikistan), of their geological setting, age and faunal environment. *Palaeovertebrata* 23: 51-92.
- Nessov, L.A., Zhegallo, V.I. & Averianov, A.O. 1998. A new locality of Late Cretaceous snakes, mammals and other vertebrates in Africa (western Libya). *Annales de Paléontologie* 84: 265-274.
- Neuman, A.C. & Land, L.S. 1975. Lime mud deposition and calcareous algae in the Bight of Abaco, Bahamas: a budget. *Journal of Sedimentary Petrology* 45: 763-786.
- Neumann, M. & Odin, G.S. 2001. Le stratotype historique du Campanien, définition, éléments de corrélation. In: Odin, G.S. (Ed.), *The Campanian-Maastrichtian Boundary*. Elsevier, Amsterdam: 677-710.
- Neumann, M., Platel, J.-P., Andreiff, P., Bellier, J.-P., Damotte, R., Lambert, B., Masure, E. & Monciardini, C. 1983. Le Campanien stratotypique : étude lithologique et micropaléontologique. *Géologie Méditerranéenne* 10, 41-57.
- Newell, N.D., Purdy, E.G. & Thurber D.L. 1959. Organism communities and the bottom facies, Great Bahama Bank. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 117: 177-228.
- Newell, N.D. & Imbrie, J. 1955. Biogeological reconnaissance in the Bimini area, Great Bahama Bank. *Transactions of the New York Academy of Sciences, Serie II*, 18: 3-14.
- Newton, E.T. 1892. Note on an iguanodont tooth from the Lower Chalk ("Totternhoe Stone"), near Hitchin. *Geological Magazine* 9: 49-50.
- Nopcsa, F. 1925. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägypten. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 5. Die *Symoliophis*-Reste. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung* 30: 1-27.
- Norell, M.A. & Makovicky, P.J. 2004. Dromaeosauridae. In: D.B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria* (2nd edition), University of California Press, Berkeley: 196-209.
- Norman, D.B. 1986. On the anatomy of *Iguanodon atherfieldensis* (Ornithischia: Ornithopoda). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 56: 281-372.
- Norman, D.B. 2004. Basal Iguanodontia. In: D.B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria* (2nd edition), University of California Press, Berkeley: 413-437.
- Norman, D.B., Sues, H.-D., Witmer, L.M. & Coria, R.A. 2004. Basal Ornithopoda. In: D.B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria* (2nd edition), University of California Press, Berkeley: 393-412.

- Noubhani, A. & Cappetta, H. 1992. Evolution de la taille et de la morphologie des dents dans deux lignées de sélaciens: application biostratigraphique. *Tertiary Research* 14: 1-18.
- Noubhani, A. & Cappetta, H. 1994. Révision des Rhombodontidae (Neoselachii : Batomorphii) des bassins à phosphate du Maroc. *Palaeovertebrata* 23: 1-49.
- Noubhani, A. & Cappetta, H. 1997. Les Orectolobiformes, Carcharhiniformes et Myliobatiformes (Elasmobranchii, Neoselachii) des bassins à phosphate du Maroc (Maastrichtien-Lutétien basal). *Palaeo Ichthyologica* 8: 5-327.
- Nurshall, J.R. 1996. Distribution and ecology of pycnodontid fish. In: G. Arratia & H.-P. Schultze (Eds.), *Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil München, Deutschland: 115-124.
- Nydam, R.L. 2002. Lizards of the Mussentuchit local fauna (Albian-Cenomanian boundary) and comments on the evolution of the Cretaceous lizard fauna of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 645-660.
- Ortega, F., Buscalioni, A.D. & Gasparini, Z. 1995. Reinterpretation and new denomination of *Atacisaurus crassiproratus* (Middle Eocene; Issel, France) as cf. *Iberosuchus* (Crocodylomorpha, Metasuchia). *Geobios* 29: 353-364.
- Ortega, F., Gasparini, Z., Buscalioni, A.D. & Calvo, J.O. 2000. A new species of *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 57-76.
- Ősi, A. 2004. The first dinosaur remains from the Upper Cretaceous of Hungary (Csehbánya Formation, Bakony Mts). *Geobios* 37: 749-753.
- Ostrom, J.H. 1970. Stratigraphy and paleontology of the Cloverly Formation (Lower Cretaceous) of the Bighorn Basin area, Wyoming and Montana. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 35: 1-234.
- Owen, R. 1851. A monograph on the fossil Reptilia of the Cretaceous formations, Part 1. *Palaeontographical Society (Monographs)*, London: 118 pp.
- Owen, R. 1857. A monograph on the fossil Reptilia of the Cretaceous formations, Supplement 1 (Pterosauria). *Palaeontographical Society (Monographs)*, London: 19 pp.
- Owen, R. 1861. A monograph on the fossil Reptilia of the Cretaceous formations, Supplement 3 (Pterosauria; Sauropterygia). *Palaeontographical Society (Monographs)*, London: 25 pp.
- Owen, R. 1864. A monograph on the fossil Reptilia of the Cretaceous formations, Supplement 4 (Sauropterygia) *Palaeontographical Society (Monographs)*, London: 18 pp.
- Patterson, C. 1966. British Wealden sharks. *Bulletin of the British Museum of Natural History* 11: 283-350.
- Pereda Suberbiola, X. 1992. A revised census of European Late Cretaceous nodosaurids (Ornithischia: Ankylosauria): last occurrence and possible extinction scenarios. *Terra Nova* 4: 641-648.
- Pereda-Suberbiola, X., Astibia, H., Murelaga, X., Elorza, J.J. & Gomez-Alday, J.J. 2000. Taphonomy of the Late Cretaceous dinosaur-bearing beds of the Laño Quarry (Iberian Peninsula). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 157: 247-275.

- Pereda Suberbiola, X., Torcida, F., Izquierdo, L.A., Huerta, P., Montero, D. & Pérez, G. 2003. First rebbachisaurid dinosaur (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Early Cretaceous of Spain: palaeobiogeographical implications. *Bulletin de la Société géologique de France* 174: 471-479.
- Perrichot, V. 2003. Environnements paraliques à ambre et à végétaux du Crétacé nord-aquitain (Charentes, Sud-Ouest de la France). Thèse de doctorat de l'Université de Rennes 1, inédit: 210 pp.
- Perrichot, V. 2004. Early Cretaceous amber from south-western France: insight into the Mesozoic litter fauna. *Geologica Acta* 2: 9-22.
- Perrichot, V. & Néraudeau, D. 2005. Reptile skin remains in the Cretaceous amber of France. *Comptes Rendus Palevol* 4: 47-51.
- Peyer, B. 1925. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägypten. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 6. Die *Ceratodus* funde. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung* 30: 1-23.
- Peyrot, D., Jolly, D. & Barrón, E. 2005. Apport de données palynologiques à la reconstruction paléoenvironnementale de l'Albo-Cénomanien des Charentes (Sud-Ouest de la France). *Comptes Rendus Palevol* 4: 151-165.
- Philip, J. 1985. Sur les relations des marges téthysiennes au Campanien et au Maastrichtien déduites de la distribution des rudistes. *Bulletin de la Société géologique de France* 1: 723-731.
- Philip, J., Babinot, J.-F., Tronchetti, G., Fourcade, E., Ricou, L.-E., Guiraud, R., Bellion, Y., Herbin, J.-P., Combe, P.-J., Cornee, J.-J. & Dercourt, J. 1993. Late Cenomanian palaeoenvironments (94 to 92 Ma). In: J. Dercourt, L.-E. Ricou & B. Vrielynck (Eds.), *Atlas of Tethys Palaeoenvironmental Maps*. Gauthiers-Villars, Paris.
- Platel, J.-P. 1977. Le Campanien stratotypique dans le synclinal de Saintes (Charentes): lithostratigraphie, géomorphologie et biozonation. *Bulletin du Bureau des Ressources Géologiques et Minières* 2: 261-276.
- Platel, J.-P. 1996. Stratigraphie, sédimentologie et évolution géodynamique de la plate-forme carbonatée du Crétacé supérieur du nord du bassin d'Aquitaine. *Géologie de la France* 4: 33-58.
- Pol, C., Buscalioni, A.D., Carballeira, J., Francés, V., López Martinez, N., Marandat, B., Moratalla, J.J., Sanz, J.L., Sigé, B. & Villatte, J. 1992. Reptiles and mammals from the Late Cretaceous new locality Quintanilla del Coco (Burgos Province, Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 184: 279-314.
- Polcyn, M.J., Tchernov, E. & Jacobs, L.L. 1999. The Cretaceous biogeography of the eastern Mediterranean with a description of a new basal Mosasauroid from 'Ein Yabrud, Israel. In: Y. Tomida, T.H. Rich & P. Vickers-Rich (Eds.), *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium, National Science Museum Monographs* 15, Tokyo: 259-290.
- Popov, E.V. & Lapkin, A.V. 2000. A new shark species of the genus *Galeorhinus* (Chondrichthyes, Triakidae) from the Cenomanian of the Lower Volga River Basin. *Palaeontological Journal* 34: 435-438.
- Pouech, J. 2004. *Les micro-restes de vertébrés de Champblanc (Berriasien, Cherves-de-Cognac, Charente). Quantification de la biodiversité*. Mémoire de DEA, Université de Montpellier, inédit: 37 pp.

- Poyato-Ariza, F.J. & Wenz, S. 2002. A new insight into pycnodontiform fishes. *Geodiversitas* 24: 139-248.
- Poyato-Ariza, F.J., Talbot, M.R., Fregenal-Martinez, M.A., Melendez, N. & Wenz, S. 1998. First isotopic and multidisciplinary evidence for nonmarine coelacanths and pycnodontiforms fishes: palaeoenvironmental implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 144: 65-84.
- Poyato-Ariza, F.J., Buscalioni, A.D. & Cartanyà, J. 1999a. The Mesozoic record of osteichthyan fishes from Spain. In: G. Arratia & H.-P. Schultze (Eds.), *Mesozoic Fishes 2: Systematics and the Fossil Record*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil München, Deutschland: 505-533.
- Poyato-Ariza, F.J., Fielitz, C. & Wenz, S. 1999b. Marine Actinopterygian fauna from the Upper Cretaceous of Albaina (Laño Quarry, Northern Spain). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava* 14: 325-338.
- Prasad, G.V.R. & de Lapparent de Broin, F. 2002. Late Cretaceous crocodile remains from Naskal (India): comparisons and biogeographic affinities. *Annales de Paléontologie* 88: 19-71.
- Priem, F. 1896. Sur les poissons de la craie phosphatée des environs de Péronne. *Bulletin de la Société Géologique de France* 24: 9-23.
- Priem, F. 1912. Sur des poissons des terrains secondaires du sud de la France. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4^{ème} série 12: 250-271.
- Rage, J.-C. 1988. Gondwana, Tethys and terrestrial vertebrates during the Mesozoic and Cainozoic. In: M.G. Audley-Charles & A. Hallam (Eds.), *Gondwana and Tethys. Geological Society Special Publications* 37: 235-273.
- Rage, J.-C. 1989. Le plus ancien lézard varanoïde de France. *Bulletin de la Société d'Etudes Scientifiques de l'Anjou* 13: 19-26.
- Rage, J.-C. 1997. Terrestrial trans-Tethyan dispersals: an overview. First European Workshop on Vertebrate Palaeontology, Copenhagen. Geological Society of Denmark, on line Series 1. www.purl.dk/net/9710-0100.
- Rage, J.-C. 2002. The continental Late Cretaceous of Europe: toward a better understanding. *Comptes Rendus Palevol* 1: 257-258.
- Rage, J.-C. & Cappetta, H. 2002. Vertebrates from the Cenomanian, and the geological age of the Draa Ubari fauna (Libya). *Annales de Paléontologie* 88: 79-84.
- Rage, J.-C. & Escullié, F. 2003. Le Cénomanién : étage des serpents bipèdes. *Carnets de Géologie / Notebooks on Geology* 1 : 1-11.
- Rage, J.-C. & Néraudeau, D. 2004. A new pachyostotic squamate reptile from the Cenomanian of France. *Palaeontology* 47: 1195-1210.
- Rasmussen, K.A. 1989. Unconformities and transgressive carbonate sequences within a karstic platform interior; Bight of Abaco, Bahamas. Thèse de doctorat de l'Université de Caroline du Nord, Chapel Hill, inédit: 142 pp.
- Rauhut, O.W.M. 1999. A dinosaur fauna from the Late Cretaceous (Cenomanian) of northern Sudan. *Paleontologia Africana* 35: 61-84.

- Rauhut, O.W.M. 2002. Dinosaur teeth from the Barremian of Uña, Province of Cuenca, Spain. *Cretaceous Research* 23: 255-263.
- Rauhut, O.W.M. & Werner, C. 1995. First record of the family Dromaeosauridae (Dinosauria: Theropoda) in the Cretaceous of Gondwana (Wadi Milk Formation, northern Sudan). *Paläontologische Zeitschrift* 69: 475-489.
- Rees, J. 1999. Late Cretaceous hybodont sharks from the Kristianstad Basin, southern Sweden. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1999: 257-270.
- Reuss, A.E. 1845. *Die Versteinerungen der böhmischen Kreideformation. Erste Abtheilung*. Stuttgart: 58 pp.
- Reuss, A.E. 1846. *Die Versteinerungen der böhmischen Kreideformation. Zweite Abtheilung*. Stuttgart: 148 pp.
- Rich, T.H.V., Molnar, R.E. & Rich, P.V. 1983. Fossil vertebrates from the Late Jurassic or Early Cretaceous Kirkwood Formation, Algoa Basin, Southern Africa. *Transactions of the Geological Society of South Africa* 86: 281-291.
- Richter, A. 1994. Lacertilia aus der Unteren Kreide von Uña und Galve (Spanien) und Anoual (Marokko). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen (E)* 14: 1-147.
- Roček, Z. & Nessov, L.A. 1993. Cretaceous anurans from central Asia. *Palaeontographica (A)* 226: 1-54.
- Rochebrune, A.T., de. 1880. Révision des ophidiens fossiles du Muséum d'Histoire naturelle. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle, Paris*, 2^{ème} série, 3: 271-293.
- Rogers, R.R. & Kidwell, S.M. 2000. Associations of vertebrate skeletal concentrations and discontinuity surfaces in terrestrial and shallow marine records: a test in the Cretaceous of Montana. *The Journal of Geology* 108: 131-154.
- Royo-Torres, R. & Canudo, J.I. 2003. Restos directos de Dinosaurios sauropodos en España (Jurásico superior-Cretácico superior). In: F. Pérez-Lorente (Ed.), *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España*. Fundación Patrimonio Paleontológico de La Rioja, Instituto de Estudios Riojanos, Universidad de La Rioja, Logroño. Colección Ciencias de la Tierra 26 : 213-334.
- Ruiz-Omeñaca, J.I. & Canudo, J.I. 2003. Dinosaurios (Saurischia, Ornithischia) en el Barremiense (Cretácico inferior) de la Península Ibérica. In: F. Pérez-Lorente (Ed.), *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España*. Fundación Patrimonio Paleontológico de La Rioja, Instituto de Estudios Riojanos, Universidad de La Rioja, Logroño. Colección Ciencias de la Tierra 26: 269-312.
- Ruiz-Omeñaca, J. I., Canudo, J. I., Aurell, M., Bádenas, B., Barco, J. L., Cuenca-Bescós G., & Ipas J. 2004. Estado de las investigaciones sobre los vertebrados del Jurásico superior y Cretácico inferior de Galve (Teruel). *Estudios Geológicos* 60: 179-202.
- Salisbury, S.W. 2002. Crocodilians from the Lower Cretaceous (Berriasian) Purbeck Limestone Group of Dorset, southern England. *Special Papers in Palaeontology* 68: 121-144.
- Salisbury, S.W., Willis, P.M.A., Peitz, S. & Sander, P.M. 1999. The crocodilian *Goniopholis simus* from the Lower Cretaceous of north-western Germany. *Special Papers in Palaeontology* 60: 121-148.

- Sankey, J.T. 2001. Late Campanian southern dinosaurs, Aguja Formation, Big Bend, Texas. *Journal of Paleontology* 75: 208-215.
- Sankey, J.T., Brinkman, D.B., Guenther, M. & Currie, P.J. 2002. Small theropod and bird teeth from the Late Cretaceous (Late Campanian) Judith River Group, Alberta. *Journal of Paleontology* 76: 751-763.
- Sanz, J.L. 1982. A sauropod dinosaur tooth from the Lower Cretaceous of Galve (Province of Teruel, Spain). *Geobios* 15: 943-949.
- Sanz, J.L., Buscalioni, A.D., Casanovas, M.-L. & Santafé, J.-V. 1987. Dinosaurios del Cretácico inferior de Galve (Teruel, España). *Estudios Geológicos*, vol. extr. Galve-Tremp: 45-64.
- Sauvage, H.-E. 1879. Etude sur les poissons et les reptiles des terrains crétacés et jurassiques supérieurs de l'Yonne. *Bulletin de la Société des Sciences historiques et naturelles de l'Yonne*, 3^{ème} série, 1: 21-84.
- Sauvage, H.-E. 1880a. Sur quelques squales de la craie des Charentes. *Bulletin de la Société géologique de France*, 3^{ème} série, 8: 455-458.
- Sauvage, H.-E. 1880b. Sur le *Gyrodus carentonensis*, Coq. *Bulletin de la Société géologique de France*, 3^{ème} série, 8: 459-460.
- Sauvage, H.-E. 1880c. Sur le *Pycnodus distans*, Coq. *Bulletin de la Société géologique de France*, 3^{ème} série, 8: 460-461.
- Sauvage, H.-E. 1880d. Sur l'existence d'un reptile du type ophidien dans les couches à *Ostrea columba* des Charentes. *Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences, Paris* 91: 671-672.
- Sauvage, H.-E. 1896. Sur un Ophidien des terrains crétaciques du Portugal. *Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences, Paris* 122: 251-252.
- Sauvage, H.-E. 1897-1898. Vertébrés fossiles du Portugal. Contribution à l'étude des Poissons et des Reptiles. *Memorias Comissão do Serviço Geológico de Portugal*, Lisbonne: 46 pp.
- Scanlon, J.D., Lee, M.S.Y., Caldwell, M.W. & Shine, R. 1999. The palaeoecology of the primitive snake *Pachyrhachis*. *Historical Biology* 13: 127-152.
- Schwimmer, D.R., Hooks III, G.E. & Johnson, B. 2002. Revised taxonomy, age and geographic range of the large lamniform shark *Cretodus semiplicatus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 704-707.
- Schwimmer, D.R., Stewart, J.D. & Williams, G.D. 1997. Scavenging by sharks of the genus *Squalicorax* in the Late Cretaceous of North America. *Palaaios* 12: 71-83.
- Sereno, P.C., Wilson, J.A., Larsson, H.C.E., Dutheil, D.B. & Sues, H.-D. 1994. Early Cretaceous dinosaurs from Sahara. *Science* 266: 267-271.
- Sereno, P.C., Dutheil, D.B., Iarochene, M., Larsson, H.C.E., Lyon, G.H., Magwene, P.M., Sidor, C.A., Varricchio, D.J. & Wilson, J.A. 1996. Predatory dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation. *Science* 272: 986-991.

- Sereno, P.C., Beck, A.L., Dutheil, D.B., Gado, B., Larsson, H.C.E., Lyon, G.H., Marcot, J.D., Rauhut, O.W.M., Sadleir, R.W., Sidor, C.A., Varricchio, D.J., Wilson, G.P. & Wilson, J.A. 1998. A long-snouted predatory dinosaur from Africa and the evolution of spinosaurids, *Science* 282: 1298-1302.
- Sereno, P.C., Beck, A.L., Dutheil, D.B., Larsson, H.C.E., Lyon, G.H., Moussa, B., Sadleir, R.W., Sidor, C.A., Varricchio, D.J., Wilson, G.P. & Wilson, J.A. 1999. Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. *Science* 286: 1342-1347.
- Shimada, K. & Hooks, G.E. 2004. Shark-bitten protostegid turtles from the Upper Cretaceous Mooreville Chalk, Alabama. *Journal of palaeontology* 78: 205-210.
- Shipman, P.L. 1977. Paleoecology, taphonomic history and population dynamics of the vertebrate assemblage from the middle Miocene of Fort Ternan, Kenya. Thèse de doctorat de l'Université de New-York, inédit: 410 pp.
- Shipman, P.L. 1981. *Life history of a fossil*. Harvard University Press: 222 pp.
- Sigé, B., Buscalioni, A.D., Duffaud, S., Gayet, M., Orth, B., Rage, J.-C. & Sanz, J.L. 1997. Etat des données sur le gisement crétacé supérieur continental de Champ-Garimond (Gard, Sud de la France). *Münchner Geowissenschaften, Abhandlungen (A)* 34: 111-130.
- Signeux, J. 1949. Notes paléoichthyologiques II; sur les genres *Isurus*, *Chiloscyllium* et *Triakis* trouvés à l'état fossile dans le gisement Sénonien de Sahel-Alma. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris* 21: 635-638.
- Siverson, M. 1992a. Biology, dental morphology and taxonomy of lamniform sharks from the Campanian of the Kristianstad Basin, Sweden. *Palaeontology* 35: 519-554.
- Siverson, M. 1992b. Late Cretaceous *Paraorthacodus* (Palaeospinacidae, Neoselachii) from Sweden. *Journal of Palaeontology* 66: 994-1001.
- Siverson, M., 1993a. Maastrichtian squaloid sharks from southern Sweden. *Palaeontology* 36: 1-19.
- Siverson, M. 1993b. Late Cretaceous and Danian neoselachians from southern Sweden. *University of Lund Publications in Geology* 110: 1-28.
- Siverson, M. 1995. Revision of *Cretorectolobus* (Neoselachii) and description of *Cederstroemia* n. gen., a Cretaceous carpet shark (Orectolobiformes) with a cutting dentition. *Journal of Paleontology* 69: 974-979.
- Siverson, M. 1996. Lamniform sharks of the mid Cretaceous Alinga Formation and Beedagong Claystone, Western Australia. *Palaeontology* 39: 813-849.
- Siverson, M. 1997. Sharks from the mid-Cretaceous Gearle Siltstone, Southern Carnarvon Basin, Western Australia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 453-465.
- Slaughter, B.H. 1965. A therian from the Lower Cretaceous (Albian) of Texas. *Postilla* 93: 1-18.
- Slaughter, B.H. 1968. Earliest known marsupials. *Science* 162: 254-255.
- Slaughter, B.H. 1971. Mid-Cretaceous (Albian) therians of the Butler Farm local fauna, Texas. In: D.M. Kermack & K.A. Kermack (Eds.), Early Mammals. *Zoological Society of the Linnean Society* 50: 131-143.

- Slaughter, B.H. & Thurmond, J.T. 1974. A lower Cenomanian ichthyofauna from the Bahariya Formation of Egypt. *Annals of the Geological Survey of Egypt* 4: 25-40.
- Smith, A.G., Smith, D.G. & Funnell, B.M. 1994. Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines. Cambridge University Press: 99 pp.
- Smith, J.B. & P. Dodson. 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 1-12.
- Smith, J.B., Lamanna, M.C., Lacovara, K.J., Dodson, P., Smith, J.R., Poole, J.C., Giegengack, R.F. & Attia, Y. 2001. A giant sauropod dinosaur from an Upper Cretaceous mangrove deposit in Egypt. *Science* 292: 1704-1706.
- Staff, G.M. & Powell, E.N. 1990. Local variability of taphonomic attributes in a parautochthonous assemblage: can taphonomic signature distinguish a heterogeneous environment? *Journal of Paleontology* 64: 648-658.
- Stromer, E. 1914. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägypten. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 2. *Lybicosuchus*. *Abhandlungen Koniglich der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung* 27: 7-16.
- Stromer, E. 1915. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägypten. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 3. Das Original des Theropoden *Spinosaurus aegyptiacus* nov. Gen, nov. spec. *Abhandlungen Koniglich der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung* 28: 1-32.
- Stromer, E. 1917. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägypten. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 4. Die Säge des Pristiden *Onchopristis nimodus* Haug sp. Und über die Säge der Sägehaie. *Abhandlungen Koniglich der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung* 28: 1-28.
- Stromer, E. 1925a. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägypten. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 7. *Stomatosuchus inermis* Stromer, ein schwach bezahnter Krokodilier. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung* 30: 1-9.
- Stromer, E. 1925b. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägypten. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 8. Ein Skelettrest des Pristiden *Onchopristis numidus* Haug sp. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung* 30: 11-22.
- Stromer, E. 1927. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägypten. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 9. Die Plagiostomen mit einem Anhang über Käno- und mesozoische Rückenflossenstacheln von Elasmobranchiern. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung (N.F.)* 31: 1-64.
- Stromer, E. 1931. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägypten. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 10. Ein Skelett-Rest von *Carcharodontosaurus* nov. gen. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung (N.F.)* 9: 1-23.
- Stromer, E. 1932. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägypten. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 11. Sauropoda. *Abhandlungen der*

- Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung (N.F.)* 10: 1-23.
- Stromer, E. 1933. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägypten. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 12. Die procölen Crocodilia. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung (N.F.)* 15: 1-55.
- Stromer, E. 1934a. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägypten. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 13. Dinosauria. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung (N.F.)* 22: 1-79.
- Stromer, E. 1934b. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägypten. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 14. Testudinata. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung (N.F.)* 10: 1-25.
- Stromer, E. 1935. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägypten. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 15. Plesiosauria. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung (N.F.)* 26: 1-53.
- Sues, H.-D. & Larsson, H. 2002. Cranial structure and phylogenetic relationships of the enigmatic crocodyliform *Hamadasuchus rebouli* from the Cretaceous of Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (supplement 3): 112A.
- Tabuce, R., Vianey-Liaud, M. & Garcia, G. 2004. A eutherian mammal in the latest Cretaceous of Vitrolles, southern France. *Acta Palaeontologica Polonica* 49: 347-356.
- Tapanila, L., Roberts, E.M., Bouaré, M.L., Sissoko, F. & O'Leary, M.A. 2004. Bivalve borings in phosphatic coprolites and bone, Cretaceous-Paleogene, northeastern Mali. *Palaos* 19: 565-573.
- Thies, D. & Müller, A. 1993. A neoselachian fauna (Vertebrata, Pisces) from the Late Cretaceous (Campanian) of Höver, near Hannover (NW Germany). *Paläontologische Zeitschrift* 67: 89-107.
- Thies, D., Windolf R. & Mudroch, A. 1997. First record of Atoposauridae (Crocodylia: Metamesosuchia) in the Upper Jurassic (Kimmeridgian) of Northwest Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 205: 393-411.
- Thurmond, J.T. 1971. Cartilaginous fishes of the Trinity group and related rocks (Lower Cretaceous) of North Central Texas. *Southeastern Geology* 13: 207-227.
- Tong, H. & Buffetaut, E. 1996. A new genus and species of pleurodiran turtle from the Cretaceous of southern Morocco. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 199: 133-150.
- Turner, A.H. 2004. Crocodyliform biogeography during the Cretaceous: evidence of Gondwanan vicariance from biogeographical analysis. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* 271: 2003-2009.
- Underwood, C.J. & Mitchell, S.F. 1999. Albion and Cenomanian selachian assemblages from north-east England. *Special Papers in Palaeontology* 60: 9-56.
- Underwood, C.J. & Rees, J. 2002. Selachian fauna from the lowermost Cretaceous Purbeck Group of Dorset, southern England. *Special Papers in Palaeontology* 68: 83-101.

- Underwood, C.J., Mitchell, S.F. & Veltkamp, C.J. 1999. Microborings in mid-Cretaceous fish teeth. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society* 52: 269-274.
- Unwin, D.M. 2001. An overview of the pterosaur assemblage from the Cambridge Greensand (Cretaceous) of Eastern England. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. Geowissenschaftlichen Reihe* 4: 189-221.
- Unwin, D.M. & Bakhurina, N.N. 2000. Pterosaurs from Russia, Middle Asia and Mongolia. In: M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin & E.N. Kurochkin (Eds.), *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*, Cambridge University Press : 420-433.
- Upchurch, P. 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 124: 43-103.
- Upchurch, P., Barrett, P.M. & Dodson, P. 2004. Sauropoda. In: D.B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria* (2nd edition), University of California Press, Berkeley: 259-322.
- Vasse, D. 1995. *Ischyrochampsia meridionalis* n.g. n.sp., un crocodilien d'affinité gondwanienne dans le Crétacé supérieur du Sud de la France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 8: 501-512.
- Venczel, M. & Csiki, Z. 2003. New frogs from the latest Cretaceous of Hațeg Basin, Romania. *Acta Palaeontologica Polonica* 48: 609-616.
- Vergara, R.R. 1980. Principales características de la ictiofauna culceacuí cubana. *Ciencias Biológicas* 5: 95-106.
- Vickaryous, M.K., Maryńska, T. & Weishampel, D.B. 2004. Ankylosauria. In: D.B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria* (2nd edition), University of California Press, Berkeley: 363-392.
- Vickers-Rich, P., Rich, T.H., Lanus, D.R., Rich, L.S.V. & Vacca, R. 1999. "Big tooth" from the Early Cretaceous of Chubut Province, Patagonia: a possible Carcharodontosaurid. In: Y. Tomida, T.H. Rich & P. Vickers-Rich (Eds.), *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium, National Science Museum Monographs* 15, Tokyo: 85-88.
- Videt, 2004. Dynamique des paléoenvironnements à huîtres du Crétacé supérieur nord-aquitain (SO France) et du Mio-Pliocène andalou (SE Espagne). Thèse de doctorat de l'Université de Rennes 1, *Mémoires de Géosciences Rennes* 108: 261 pp.
- Videt, B. & Platel, J.-P. 2005. Les ostréidés des faciès lignitifères du Crétacé moyen du Sud-Ouest de la France (Charentes et Sarladais). *Comptes Rendus Palevol* 4: 167-176.
- Villier, L., Breton, G. & Néraudeau, D. 1997. Contexte paléoécologique, biodiversité et signification biostratigraphique des astérides dans le Campanien stratotypique. *Annales de la Société Géologique du Nord* 5: 181-188.
- Voss, G.L. & Voss, N.A. 1960. An ecological survey of the marine invertebrates of Bimini, Bahamas, with a consideration of their geographical relationships. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 10: 96-116.
- Vrielynck, B., Dercourt, J. & Cottreau, N. 1994. Des seuils lithosphériques dans la Téthys. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série IIA* 318: 1677-1685.

- Vullo, R. 2002. Les vertébrés du Cénomanien des Charentes (France) : biostratigraphie, taphonomie et paléoécologie. Implications paléoenvironnementales. Mémoire de DEA, Université de Montpellier, inédit: 31 pp.
- Vullo, R. 2005. Selachians from the type Campanian area (Late Cretaceous), Charentes, western France. *Cretaceous Research* 26: 609-632.
- Vullo, R., Néraudeau, D. & Videt, B. 2003. Un faciès de type falun dans le Cénomanien basal de Charente-Maritime (France). *Annales de Paléontologie* 89: 171-189.
- Vullo, R., Néraudeau, D., Allain, R. & Cappetta, H. 2005. Un nouveau gisement à microrestes de vertébrés continentaux et littoraux dans le Cénomanien inférieur de Fouras (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France). *Comptes Rendus Palevol* 4: 95-107.
- Weigelt, J. 1989. *Recent vertebrate carcasses and their paleobiological implications* (traduit de la version allemande Weigelt, 1927). University of Chicago Press, Chicago: 188 pp.
- Weiler, W. 1935. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromer's in den Wüsten Ägyptens.II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 16. Neue Untersuchungen an den Fischresten. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung (N.F.)* 32: 1-57.
- Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmólska, H. 2004. *The Dinosauria* (2nd edition). University of California Press, Berkeley: 861 pp.
- Welle B.A., Hirsch, A.C., Davis, L.E., Johnson A.C., Hunt G.J. & Eves, R.L. 2004. Origin of calcareous sediments in the Holocene Pigeon Creek tidal lagoon and tidal delta, San Salvador Island, Bahamas. *American Journal of Undergraduate Research* 3: 1-8.
- Wellnhofer, P. 1991. *The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs*. Salamander Books, Ltd., London: 192 pp.
- Wellnhofer, P. & Buffetaut, E. 1999. Pterosaurs remains from the Cretaceous of Morocco, *Paläontologische Zeitschrift* 73: 133-142.
- Welton, B.J. & Farish, R.F. 1993. *The Collector's Guide to Fossil Shark and Rays from the Cretaceous of Texas*. Before Time Edition, Lewisville, Texas: 204 pp.
- Wenz, S. & Brito, P.M. 1992. Première découverte de Lepisosteidae (Pisces, Actinopterygii) dans le Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (N-E du Brésil): conséquences sur la phylogénie des Ginglymodi. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série IIa*, 314: 1519-1525.
- Werner, C. 1989. Die Elasmobranchier-Fauna des Gebel Dist Member der Bahariya Formation (Obercenomanan) der Oase Bahariya, Ägypten. *Palaeo Ichthyologica* 5: 5-112.
- Werner, C. 1994. Die kontinentale Wirbeltierfauna aus der unteren Oberkreide des Sudan (Wadi Milk Formation). *Berliner Geowissenschaftliche, Abhandlungen (E)* 13: 221-249.
- Williamson, T.E., Kirkland, J.I. & Lucas, S.G. 1993. Selachians from the Greenhorn Cyclothem ("Middle" Cretaceous: Cenomanian-Turonian), Black Mesa, Arizona, and the paleogeographic distribution of the late Cretaceous selachians. *Journal of Palaeontology* 67: 447-474.
- Williamson, T.E., Lucas, S.G. & Kirkland, J.I. 1991. The Cretaceous elasmobranch *Ptychodus deccurens* Agassiz from North America. *Geobios* 24: 595-599.

- Williamson, T.E., Lucas, S.G. & Pence, R. 1989. Selachians from the Hosta Tongue of the Point Lookout Sandstone (Upper Cretaceous, Santonian), central New Mexico. *New Mexico Geological Society Guidebook*, 40th Field Conference, southeastern Colorado Plateau: 239-245.
- Winkler, D.A., Murry, P.A. & Jacobs, L.L. 1990. Early Cretaceous (Comanchean) vertebrates of central Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10: 95-116.
- Winkler, D.A., Jacobs, L.L., Lee, Y.-N. & Murry P.A. 1995. Sea level fluctuation and terrestrial faunal change in north-central Texas. In: A. Sun & Y. Wang (Eds.), *Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*. China Ocean Press, Beijing: 175-177.
- Woodward, A.S. 1887. Notes on some post-Liassic species of *Acrodus*. *Geological Magazine* 4: 101-105.
- Wroblewski, A.F.J. 2004. New selachian paleofaunas from "fluvial" deposits of the Ferris and Lower Hanna Formations (Maastrichtian-Selandian: 66-58 Ma), southern Wyoming. *Palaaios* 19: 249-258.
- Wu, X.-C., Russell, A.P. & Cumbaa, S.L. 2001. *Terminonaris* (Archosauria: Crocodyliformes): new material from Saskatchewan, Canada, and comments on its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 492-514
- You, H.-l., Luo, Z.-X., Shubin N.H., Witmer L.M., Tang Z;-L. & Tang, F. 2003. The earliest-known duck-billed dinosaur from deposits of late Early Cretaceous age in northwest China and hadrosaur evolution. *Cretaceous Research* 24: 347-355.
- Zalmout, I. & Mustafa, H. 2001. A selachian fauna from the Late Cretaceous of Jordan. *Yarmouk University Publications* 10: 377-434.
- Zinke, J. 1998. Small theropod teeth from the Upper Jurassic coal mine of Guimarota (Portugal). *Paläontologische Zeitschrift* 72: 179-189.

Planches

PLANCHE 1

Hybodontiformes ; Heterodontiformes ; Orectolobiformes

Figure 1. *Hybodus* sp., dent antérieure, Cénomanien inférieur, Fouras-Vauban1. a : vue labiale ; b : vue linguale.

Figure 2. *Hybodus* sp., dent latérale, Cénomanien inférieur, Fouras-Vauban1. a : vue labiale ; b : vue linguale.

Figure 3. *Polyacrodus maiseyi*, dent latérale, Cénomanien inférieur, Fouras-Vauban1. a : vue labiale ; b : vue linguale ; c : vue occlusale.

Figure 4. *Polyacrodus* sp., dent latérale, Cénomanien inférieur, Font-de-Benon2. a : vue labiale ; b : vue occlusale.

Figure 5. *Polyacrodus levis*, dent latérale, Cénomanien inférieur, Les Renardières. a : vue labiale ; b : vue occlusale.

Figure 6. *Tribodus morlati*, dent latéro-postérieure, Cénomanien inférieur, Font-de-Benon2. vue occlusale.

Figure 7. *Tribodus morlati*, dent latéro-postérieure, Cénomanien inférieur, Les Renardières. a : vue linguale ; b : vue occlusale.

Figure 8. *Tribodus morlati*, dent antérieure (médiane), Cénomanien inférieur, Les Renardières. a : vue occlusale.

Figure 9. *Tribodus morlati*, dent antérieure (médiane), Cénomanien inférieur, Font-de-Benon1. a : vue occlusale ; b : vue labiale.

Figure 10. ?*Tribodus morlati*, denticule dermique, Cénomanien inférieur, Les Renardières. a : vue latérale.

Figure 11. *Ptychodus latissimus*, dent antérieure, Cénomanien supérieur, Port-des-Barques. vue occlusale.

Figure 12. *Heterodontus paucicarinatus*, dent latérale, Cénomanien inférieur, La Buzinie. a : vue occlusale ; b : vue linguale.

Figure 13. *Chiloscyllium*, dent antérieure, Cénomanien inférieur, Montagan. vue labiale.

Figure 14. *Almascyllium*, dent latérale, Cénomanien inférieur, Font-de-Benon1. vue labiale.

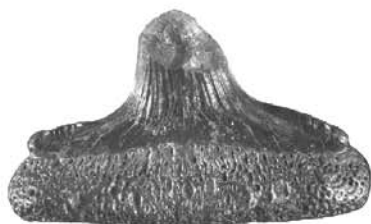
Figure 15. *Cantioscyllium* cf. *decipiens*, dent latérale, Cénomanien supérieur, L'Amas1. a : vue labiale ; b : vue occlusale.

Figure 16. *Cantioscyllium* cf. *decipiens*, dent latérale, Cénomanien inférieur, Font-de-Benon1. a : vue labiale.

Barres d'échelle : 1 mm (2, 4-10, 12-16), 5 mm (1, 3, 11).



1a



1b



3a



2a



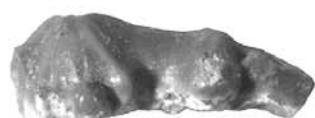
2b



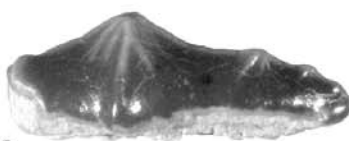
3b



3c



4a



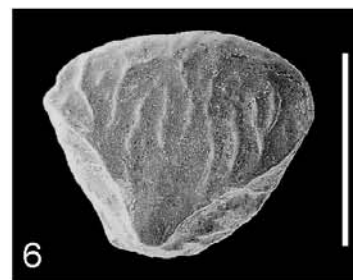
5a



4b



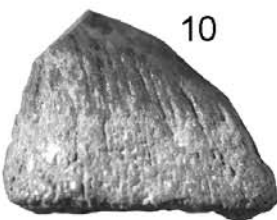
5b



6



12a



10



12b



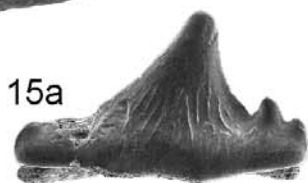
7a



7b



13



15a



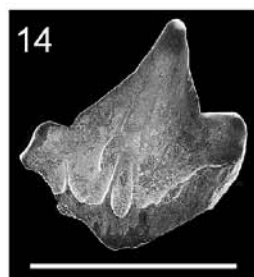
15b



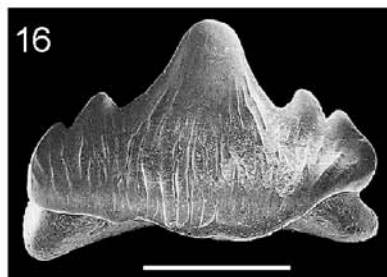
11



8



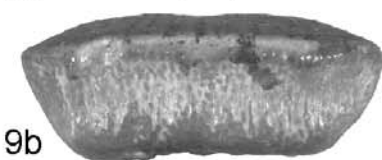
14



16



9a



9b

PLANCHE 2

Lamniformes

Figure 1. *Cretodus semiplicatus*, dent latéro-antérieure, Cénomanién inférieur, Fouras-Vauban1. a : vue linguale ; b : vue labiale.

Figure 2. *Protolamna* sp., dent latéro-antérieure, Cénomanién inférieur, Fouras-Vauban1. a : vue linguale ; b : vue labiale.

Figure 3. *Protolamna compressidens*, dent antérieure, Cénomanién inférieur, Les Renardières. vue labiale.

Figure 4. « *Carcharias* » *amonensis*, dent latérale, Cénomanién inférieur, Font-de-Benon1. vue linguale.

Figure 5. « *Carcharias* » *amonensis*, dent latérale, Cénomanién inférieur, Fouras-Vauban1. vue linguale.

Figure 6. « *Carcharias* » *amonensis*, dent latéro-antérieure, Cénomanién inférieur, Montagan. a : vue labiale ; b : vue linguale.

Figure 7. « *Carcharias* » *amonensis*, dent antérieure, Cénomanién inférieur, Fouras-Vauban1. vue linguale.

Figure 8. *Roulletia bureaui* nov. gen. nov. sp., holotype, dent latérale, Cénomanién supérieur, L'Amas1. a : vue linguale ; b : vue labiale.

Figure 9. *Roulletia bureaui* nov. gen. nov. sp., dent antérieure, Cénomanién supérieur, L'Amas1. a : vue labiale ; b : vue linguale.

Figure 10. *Scapanorhynchus minimus*, dent antérieure, Cénomanién inférieur, Font-de-Benon1. vue linguale.

Figure 11. *Squalicorax baharijensis*, dent antérieure, Cénomanién supérieur, Le Mas. vue linguale.

Figure 12. *Squalicorax coquandi* nov. sp., holotype, dent latéro-antérieure, Turonien basal, Port-des-Barques2. a : vue labiale ; b : vue distale ; c : vue linguale.

Figure 13. *Squalicorax* sp., dent latéro-antérieure, Cénomanién inférieur, Les Renardières. a : vue linguale ; b : vue labiale.

Figure 14. *Cretolamna appendiculata*, dent latéro-antérieure, Cénomanién supérieur, Ile Madame2. a : vue linguale.

Figure 15. *Cenocarcharias tenuiplicatus*, dent latéro-antérieure, Cénomanién inférieur, Fouras-Vauban1. a : vue labiale ; b : vue linguale.

Figure 16. *Cenocarcharias rochebrunei*, dent antérieure, Cénomanién supérieur, L'Amas1. vue labiale.

Figure 17. *Archaeolamna* sp., dent latérale, Cénomanién supérieur, L'Amas1. a : vue linguale ; b : vue labiale.

Figure 18. *Archaeolamna* sp., dent latérale, Cénomanién inférieur, Les Renardières. a : vue linguale ; b : vue labiale.

Barres d'échelle : 1 mm (4, 10), 5 mm (2, 3, 5-9, 11-17), 1 cm (1).

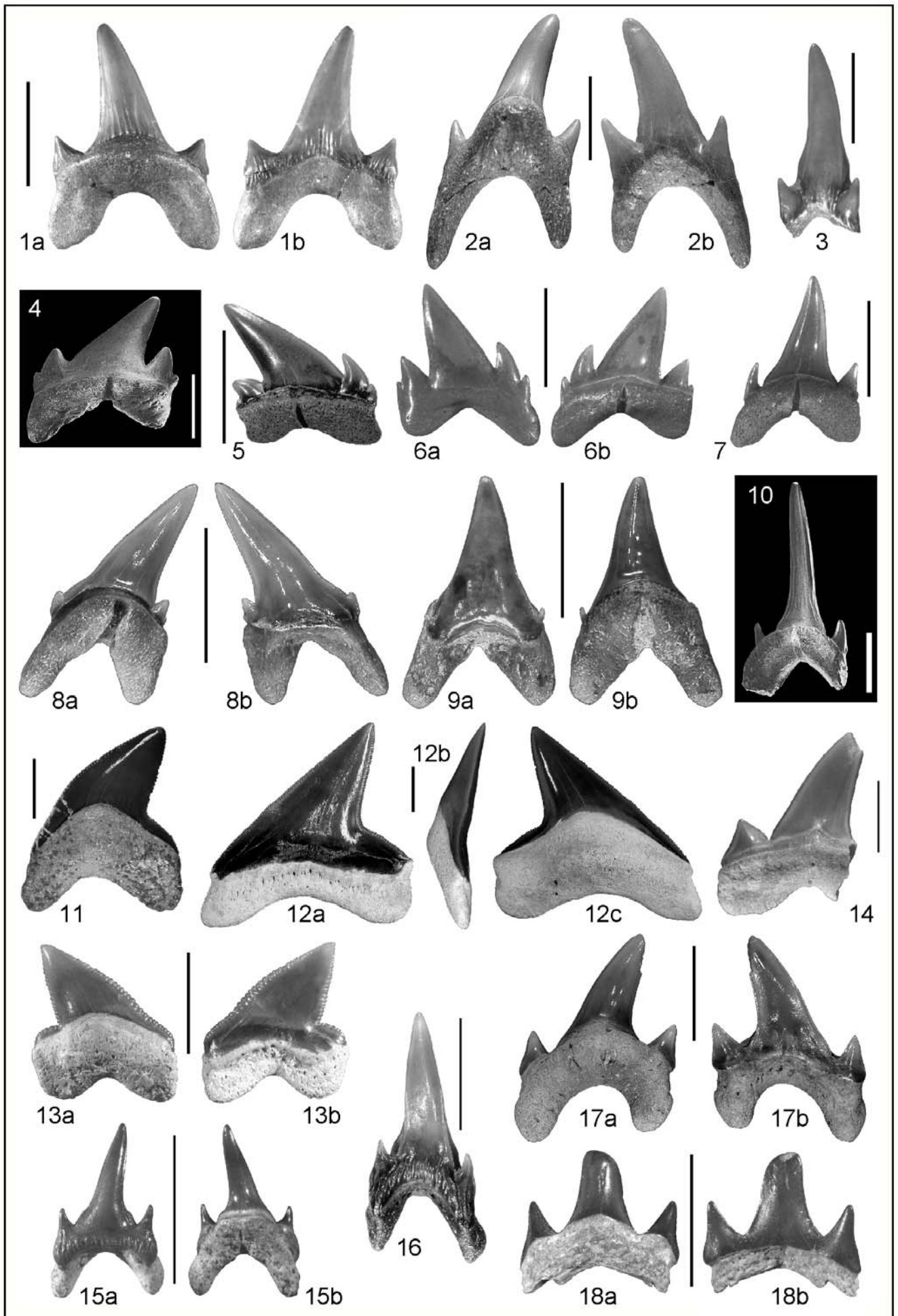


PLANCHE 3

Rajiformes

- Figure 1.** *Turoniabatis cappettai*, dent latéro-antérieure, Cénomanien inférieur, Font-de-Benon1. vue occlusale.
- Figure 2.** *Onchopristis dunklei*, dent latéro-antérieure, Cénomanien inférieur, Font-de-Benon2. vue occlusale.
- Figure 3.** *Onchopristis dunklei*, dent rostrale, Cénomanien inférieur, Les Renardières. vue supérieure.
- Figure 4.** Sclerorhynchidae indét., dent rostrale, Cénomanien inférieur, Font-de-Benon1. vue supérieure.
- Figure 5.** *Hamrabatis bernardezi* nov. sp., holotype, dent latérale, Cénomanien inférieur, Fouras-Vauban1. a : vue occlusale ; b : vue basale ; c : vue linguale.
- Figure 6.** *Hamrabatis bernardezi* nov. sp., dent latéro-antérieure, Cénomanien inférieur, Montagan. a : vue occlusale.
- Figure 7.** *Hamrabatis bernardezi* nov. sp., dent latéro-antérieure, Cénomanien inférieur, Fouras-Vauban1. a : vue latérale.
- Figure 8.** *Ptychotrygonoides pouiti*, dent antérieure, Cénomanien inférieur, Fouras-Vauban1. vue occlusale.
- Figure 9.** *Ptychotrygonoides pouiti*, dent antérieure, Cénomanien inférieur, Fouras-Vauban1. vue occlusale.
- Figure 10.** *Archingeayia sistaci* nov. gen. nov. sp., holotype, dent antérieure, Cénomanien inférieur, Font-de-Benon1. a : vue labiale ; b : vue linguale ; c : vue apicale ; d : vue basale.
- Figure 11.** *Engolismaia couillardi* nov. gen. nov. sp., holotype, dent latéro-antérieure, Cénomanien inférieur, Traslemaine. a : vue labiale ; b : vue linguale ; c : vue apicale ; d : vue latérale.
- Figure 12.** *Engolismaia couillardi* nov. gen. nov. sp., dent latérale, Cénomanien inférieur, Traslemaine. a : vue apicale ; b : vue latérale.
- Figure 13.** *Engolismaia couillardi* nov. gen. nov. sp., dent antérieure (ou postérieure?), Cénomanien inférieur, Traslemaine. a : vue apicale ; b : vue linguale.
- Figure 14.** *Pseudohypolophus mcnultyi*, dent latéro-antérieure, Cénomanien inférieur, Les Renardières. a : vue linguale ? ; b : vue occlusale.
- Figure 15.** ?Sclerorhynchoidei indét., dent latérale, Cénomanien supérieur, L'Amas1. a : vue occlusale ; b : vue linguale.

Barres d'échelle : 500 µm (5-7, 10-13), 1 mm (1, 2, 4, 9, 14, 15), 5 mm (3-8).

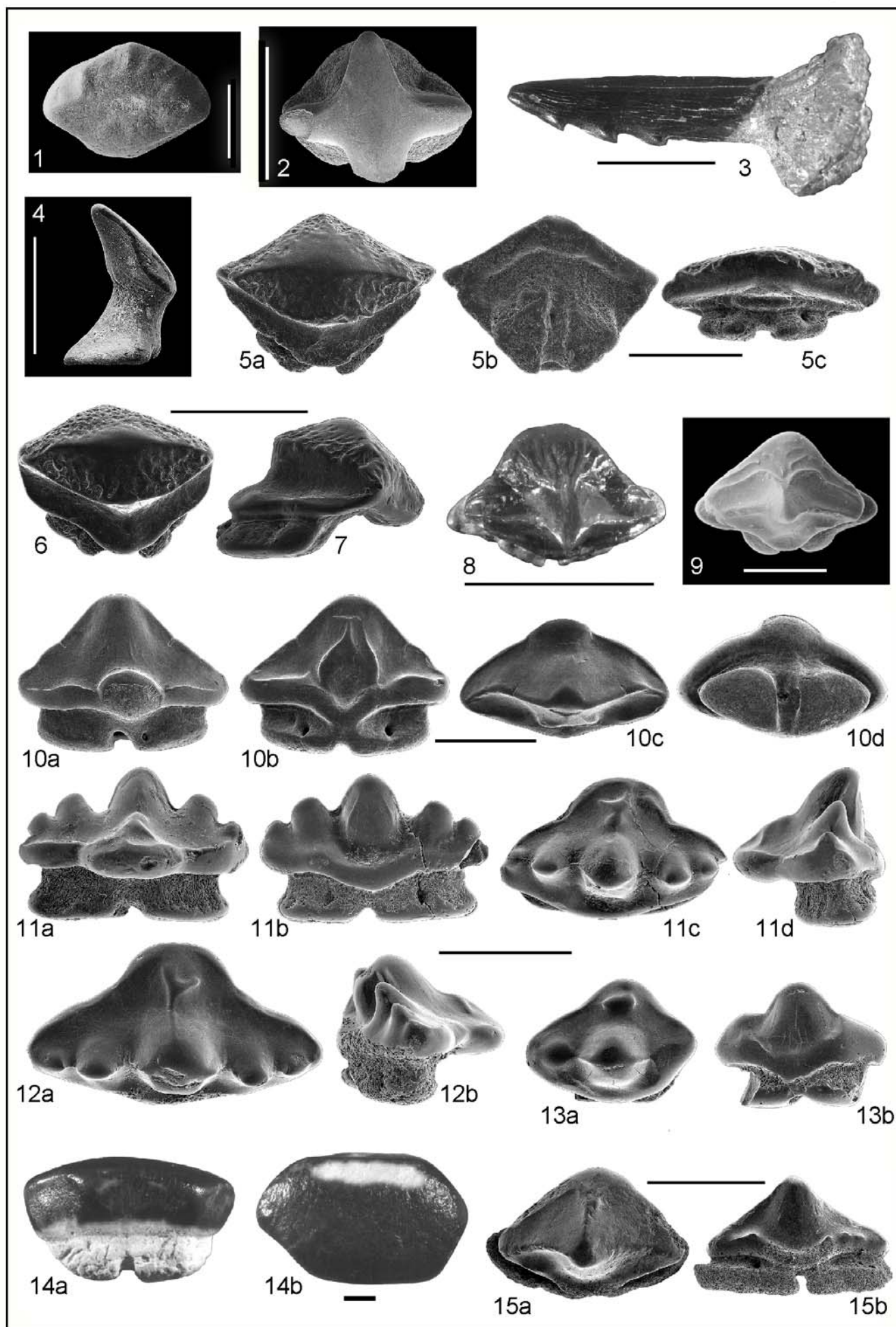


PLANCHE 4

Actinoptérygiens

Figure 1. Lepisosteidae indét., dent isolée, Cénomanien inférieur, Fouras-Vauban1. vue latérale.

Figure 2. « *Coelodus carentonensis* », denture préarticulaire gauche, Cénomanien supérieur, Ile Madame1. vue occlusale.

Figure 3. Pycnodontidae indét., denture vomérienne, Cénomanien inférieur, Les Renardières. vue occlusale.

Figure 4. *Lepidotes* sp., dent isolée, Cénomanien inférieur, Font-de-Benon1. vue latérale.

Figure 5. Semionotidae indét., denture, Cénomanien inférieur, Les Renardières. vue occlusale.

Figure 6. *Stephanodus* sp., dent pharyngienne, Cénomanien inférieur, Les Renardières. vue latérale.

Figure 7. *Stephanodus* sp., dent antérieure, Cénomanien inférieur, Les Renardières. vue labiale.

Figure 8. Amiidae indét., dent isolée, Cénomanien inférieur, Font-de-Benon1. a : vue labiale ; b : vue mésiale ou distale.

Figure 9. Elopiformes indét., denture, Cénomanien inférieur, Les Renardières. vue occlusale.

Figure 10. « *Stromerichthys* » sp., écaille ganoïde, Cénomanien inférieur, Les Renardières. vue latérale.

Figure 11. *Enchodus* sp., dent isolée, Cénomanien inférieur, Fouras-Vauban1. vue linguale.

Figure 12. *Protosphyraena* sp., dent isolée, Cénomanien supérieur, Ile Madame1. vue latérale.

Figure 13. *Protosphyraena* sp., fragment de nageoire pectorale, Cénomanien supérieur, L'Amas1. vue latérale.

Figure 14. *Paralbula* sp., dent isolée, Cénomanien inférieur, Fouras-Vauban1. vue occlusale.

Figure 15. *Paralbula* sp., dent isolée, Cénomanien inférieur, Fouras-Vauban1. vue occlusale.

Barres d'échelle : 1 mm (1, 4-11, 13-15), 1 cm (2, 3, 12).

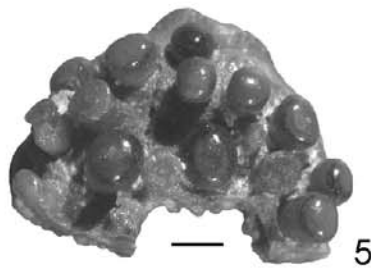
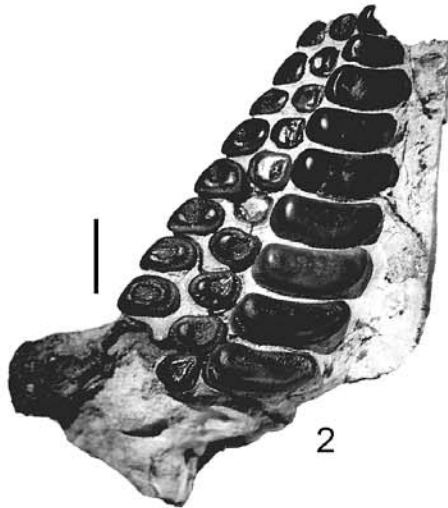


PLANCHE 5

Chéloniens

Figure 1. Pleurodira indéterminé., pubis gauche, Cénomanien inférieur, Les Renardières. a : vue latéro-ventrale ; b : vue postérieure.

Figure 2. Pleurodira indéterminé., pubis droit, Cénomanien inférieur, La Buzinie. a : vue postérieure ; b : vue latéro-ventrale.

Figure 3. Chelonii indéterminé., fragment de carapace, Cénomanien inférieur, Fouras-Vauban1.

Figure 4. Solemydidae indéterminé., hyoplastron droit, Cénomanien inférieur, Fouras Bois-Vert. a : vue ventrale ; b : vue dorsale.

Figure 5. Solemydidae indéterminé., hypoplastron gauche, Cénomanien inférieur, Fouras Bois-Vert. a : vue ventrale ; b : vue dorsale.

Figure 6. Solemydidae indéterminé., pleurale droite, Cénomanien inférieur, Fouras Bois-Vert. a : vue dorsale ; b : vue ventrale.

Figure 7. Solemydidae indéterminé., neurale, Cénomanien inférieur, Fouras Bois-Vert. vue dorsale.

Figure 8. Solemydidae indéterminé., périphérique, Cénomanien inférieur, Fouras Bois-Vert. a : vue dorsale ; b : vue ventrale ; c : vue antérieure ou postérieure.

Figure 9. Solemydidae indéterminé., périphérique, Cénomanien inférieur, Fouras Bois-Vert. a : vue dorsale ; b : vue ventrale.

Barres d'échelle : 1 cm.

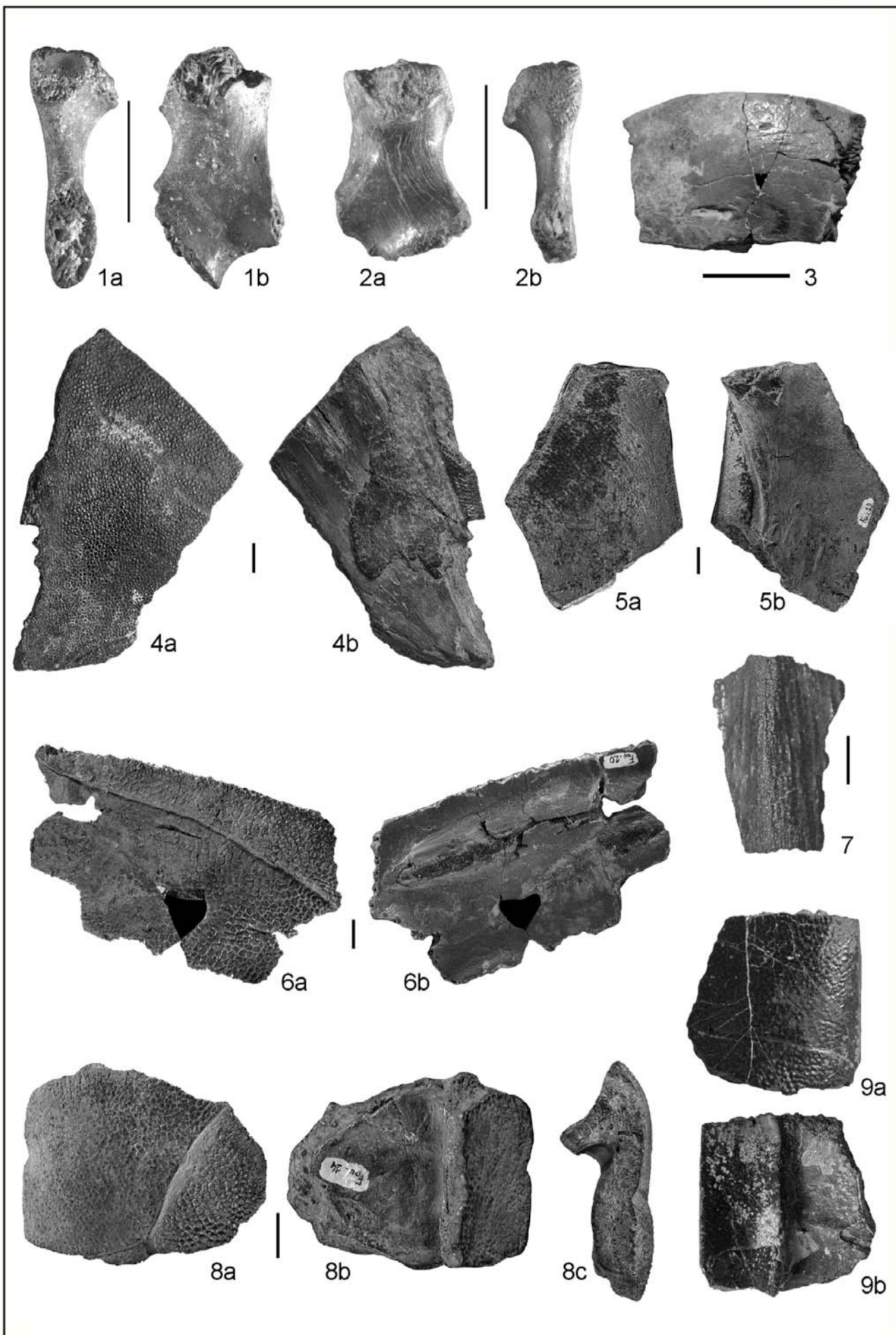


PLANCHE 6

Chéloniens

Figure 1. Reconstitution d'une carapace de Solemydidae (vue dorsale) et position anatomique de certains fragments découverts dans le Cénomaniens inférieur de Fouras Bois-Vert (modifié d'après Lapparent de Broin & Murelaga, 1999).

Barre d'échelle : environ 10 cm.

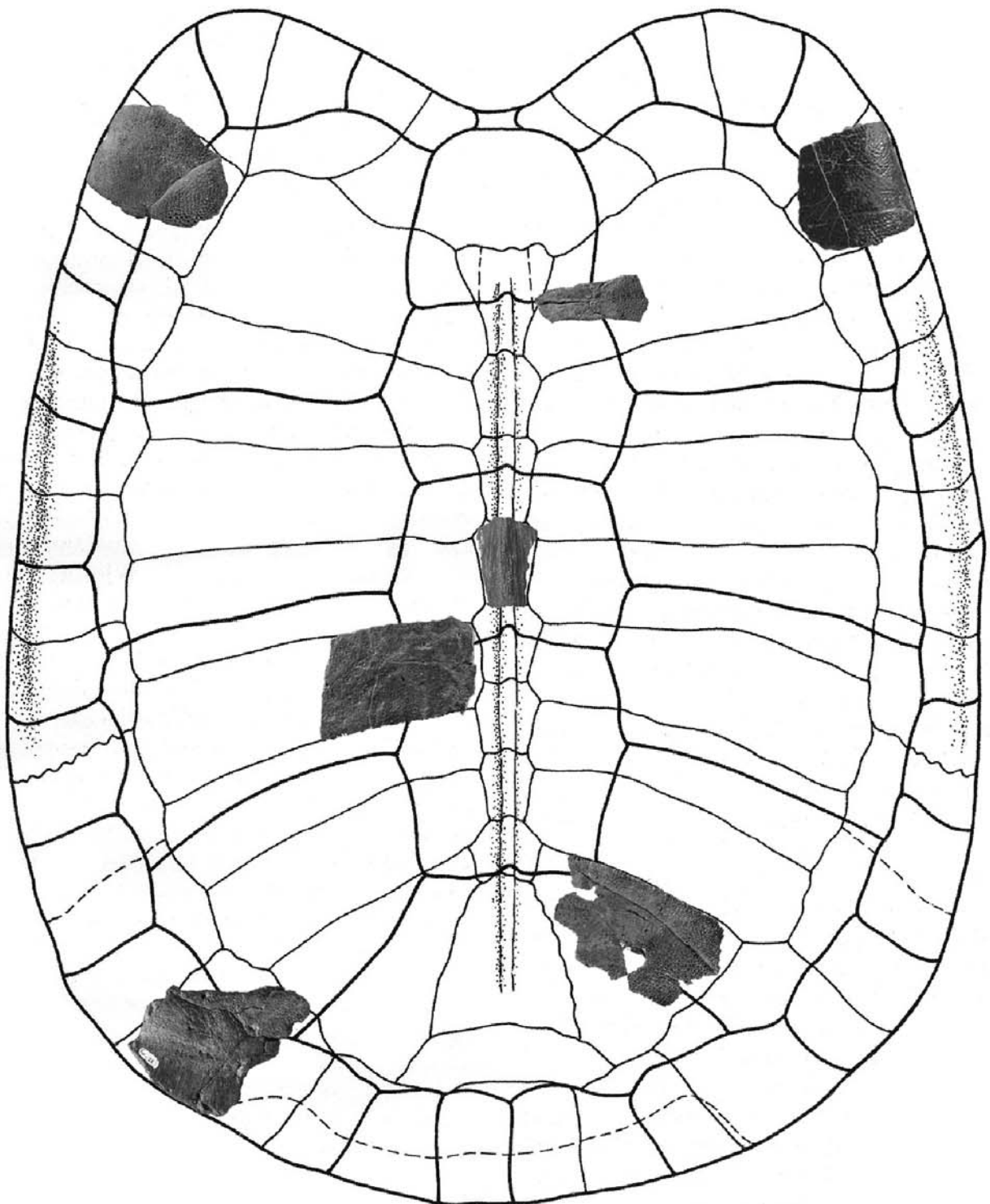
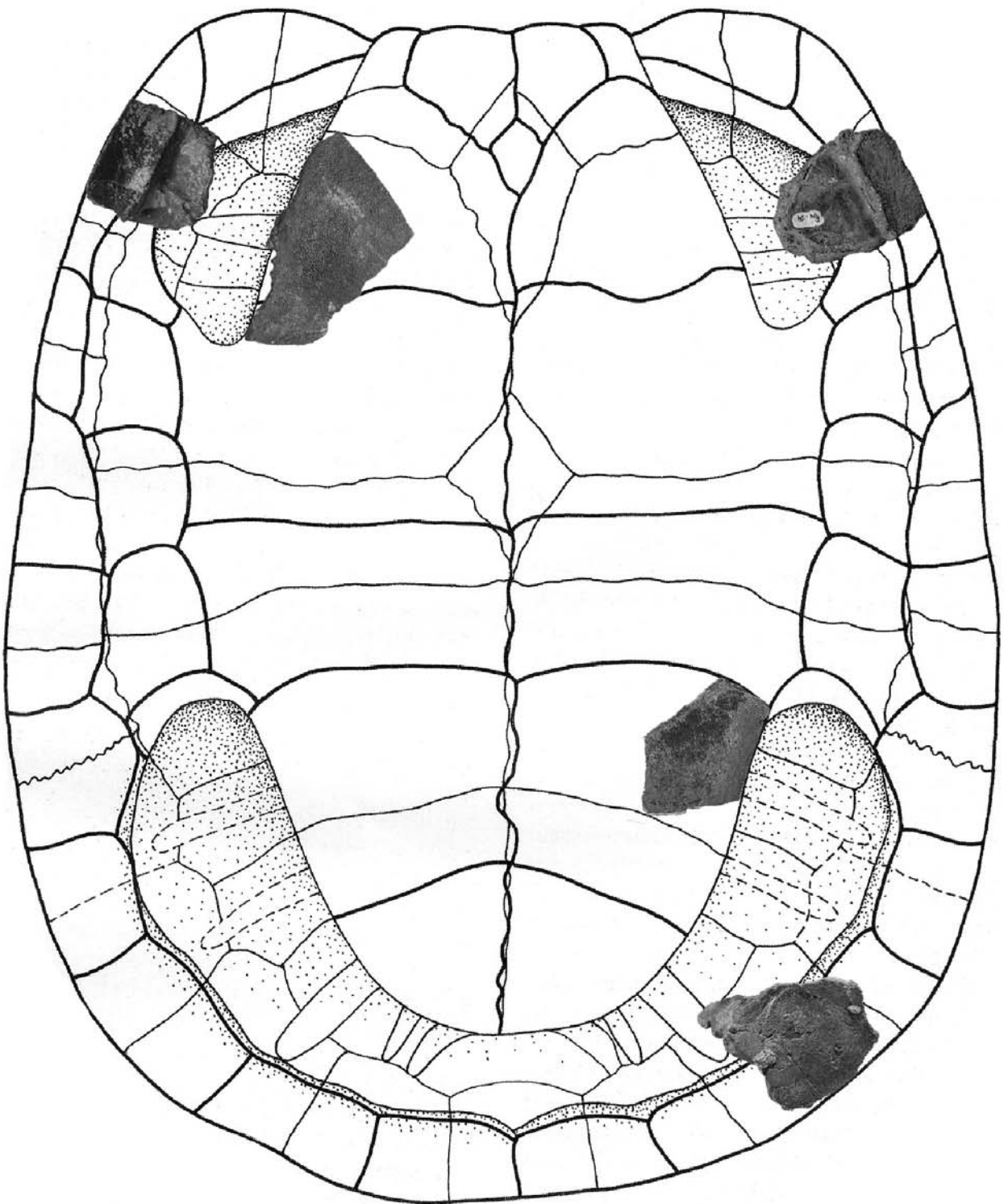


PLANCHE 7

Chéloniens

Figure 1. Reconstitution d'une carapace de Solemydidae (vue ventrale) et position anatomique de certains fragments découverts dans le Cénomaniens inférieur de Fouras Bois-Vert (modifié d'après Lapparent de Broin & Murelaga, 1999).

Barre d'échelle : environ 10 cm.



1 —————

PLANCHE 8

Crocodyliens

Figure 1. Goniopholididae indét., Cénomaniens inférieurs, Les Renardières. a : vue labiale ; b : vue linguale.

Figures 2, 8-10. *Bernissartia* sp. **2** : dent antérieure « caniniforme », Cénomaniens inférieurs, Fouras-Vauban1. a : vue labiale ; b : vue mésiale ou distale ; c : vue linguale. **8** : dent de position médiane, Cénomaniens inférieurs, La Buzinie. a : vue labiale ; b : vue latérale. **9** : dent postérieure « molariforme », Cénomaniens inférieurs, Fouras-Vauban1. vue labiale ou linguale. **10** : dent postérieure « molariforme », Cénomaniens inférieurs, La Buzinie. a : vue labiale ou linguale ; b : vue apicale.

Figure 3. Atoposauridae indét., dent postérieure, Cénomaniens inférieurs, Montagan. a : vue labiale ; b : vue mésiale ou distale ; c : vue linguale.

Figure 4. Atoposauridae indét., dent de position médiane, Cénomaniens inférieurs, Montagan. vue linguale.

Figure 5. Atoposauridae indét., dent antérieure, Cénomaniens inférieurs, Montagan. vue linguale.

Figure 6. Pholidosauridae indét., dent isolée, Cénomaniens inférieurs, Font-de-Benon1. vue mésio- ou disto-linguale.

Figure 7. Pholidosauridae indét., dent isolée, Cénomaniens inférieurs, Les Renardières. a : vue labiale ; b : vue mésiale ou distale ; c : vue linguale.

Figure 11. Ziphosuchia indét., dent isolée, Cénomaniens inférieurs, Fouras-Vauban1. a : vue labiale ; b : vue occlusale.

Figure 12. Ziphosuchia indét., dent isolée, Cénomaniens inférieurs, Fouras-Vauban1. a : vue labiale ou linguale.

Figure 13. *Crocodylia* indét., frontal? (vue dorsale), Cénomaniens inférieurs, La Buzinie. vue dorsale.

Figure 14. *Crocodylia* indét., ostéoderme, Cénomaniens inférieurs, Les Renardières. vue dorsale.

Barres d'échelle : 1 mm (3-5, 9, 11, 12), 5 mm (1, 2, 6-8, 10, 14), 1 cm (13).

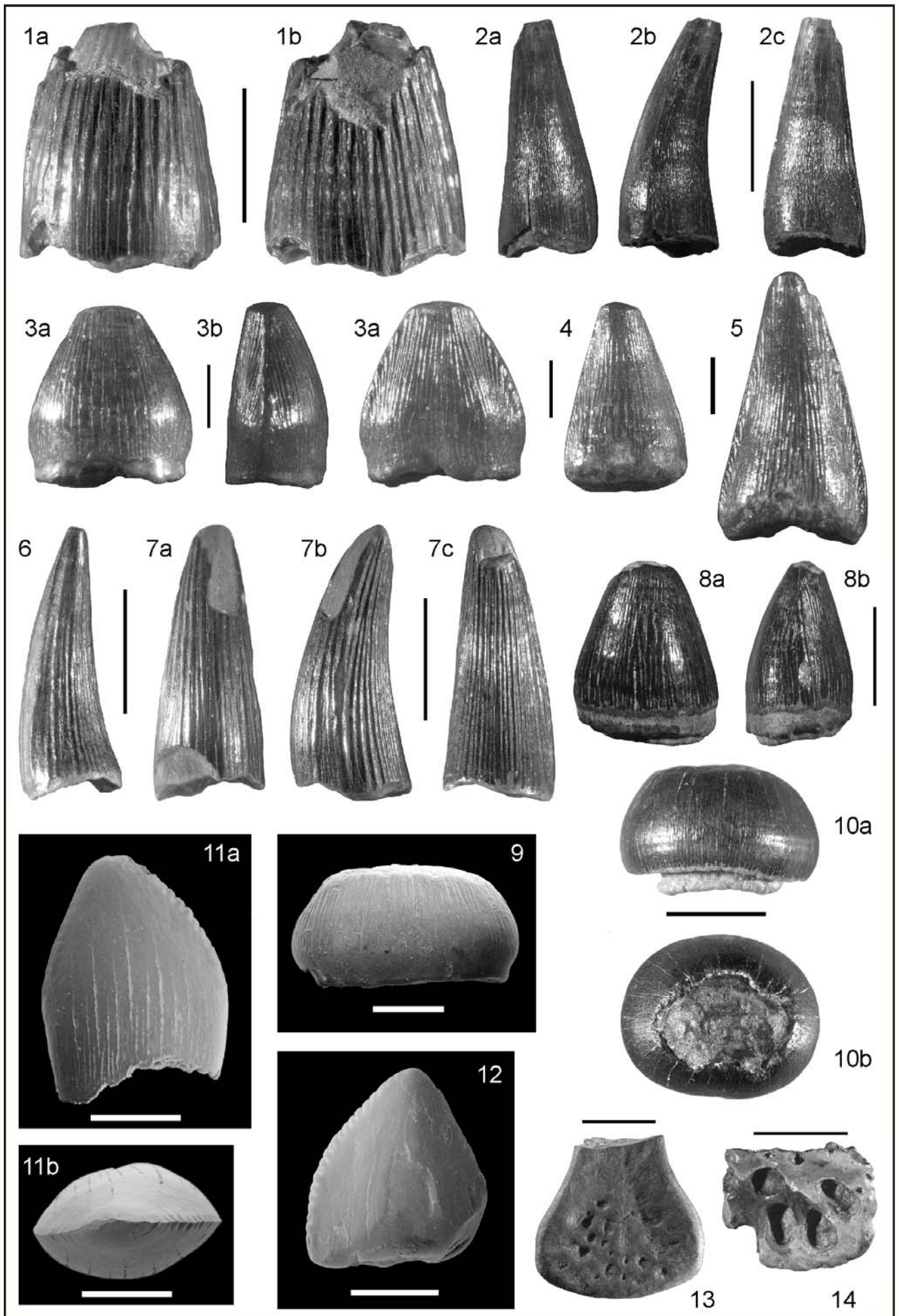


PLANCHE 9

Dinosaures : Saurischiens

Figure 1. *Carcharodontosaurus* sp., dent isolée, Cénomanién inférieur, La Buzinie. vue latérale.

Figure 2. *Carcharodontosaurus* sp., dent isolée, Cénomanién inférieur, La Buzinie. a, b : vues latérales ; c : vue distale.

Figure 3. Theropoda indéterminé. (?*Carcharodontosaurus* sp.), dent isolée, Cénomanién inférieur, Fouras-Vauban1. vue latérale.

Figure 4. Theropoda indéterminé. (?*Carcharodontosaurus* sp.), fragment de dent, Cénomanién inférieur, les Renardières. vue latérale.

Figure 5. Theropoda indéterminé. (?Dromaeosauridae), dent isolée, Cénomanién inférieur, Les Renardières. a : vue latérale ; b : vue distale.

Figure 6. Dromaeosauridae indéterminé., dent isolée, Cénomanién inférieur, La Buzinie. vue latérale.

Figure 7. Troodontidae indéterminé., dent isolée, Cénomanién inférieur, Font-de-Benon1. a : vue labiale ; b : vue linguale.

Figure 8. Titanosauriformes indéterminé., dent isolée, Cénomanién inférieur, Fouras-Vauban1. a : vue labiale ; b : vue linguale ; c : vue distale.

Barres d'échelle : 1 mm (4-7), 1 cm (1-3, 8).

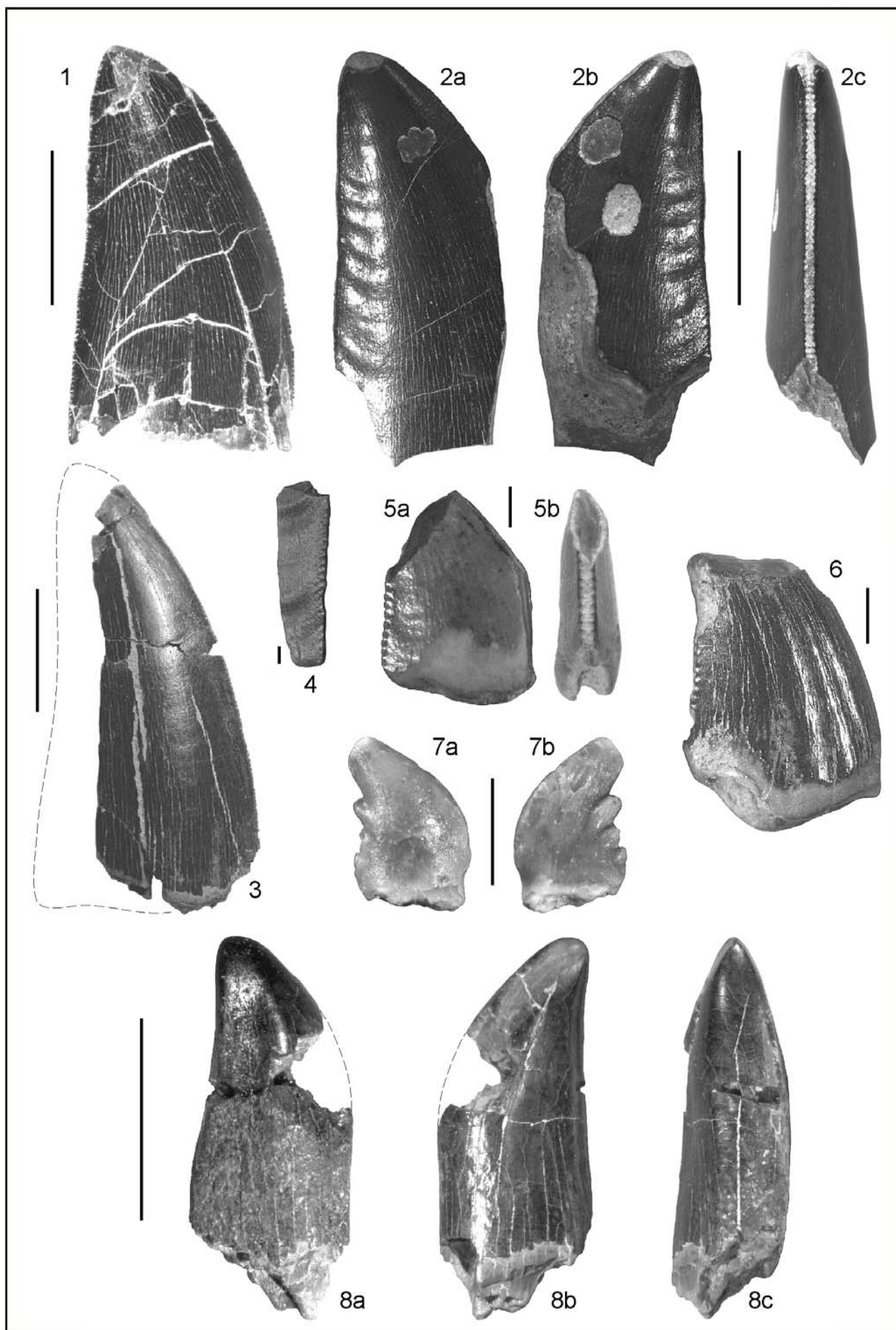


PLANCHE 10

Dinosaures : Ornithischiens

Figure 1. Nodosauridae indét., dent isolée, Cénomanién inférieur, La Buzinie. a : vue linguale? ; b : vue mésiale ou distale ; c : vue labiale?

Figure 2. Nodosauridae indét., dent isolée, Cénomanién inférieur, La Buzinie. vue linguale?

Figure 3. Iguanodontoidea indét., ulna droite, Cénomanién inférieur, Fouras Bois-Vert. a : vue médiale ; b : vue latérale ; c : vue dorsale.

Figure 4. Iguanodontoidea indét., extrémité distale de tibia droit, Cénomanién inférieur, Fouras Bois-Vert. a : vue apicale ; b : vue labiale.

Figure 5. Iguanodontoidea indét., Cénomanién inférieur, Fouras Bois-Vert. vue latérale.

Barres d'échelle : 1 mm (1, 2), 5 mm (4), 5 cm (5), 10 cm (3).

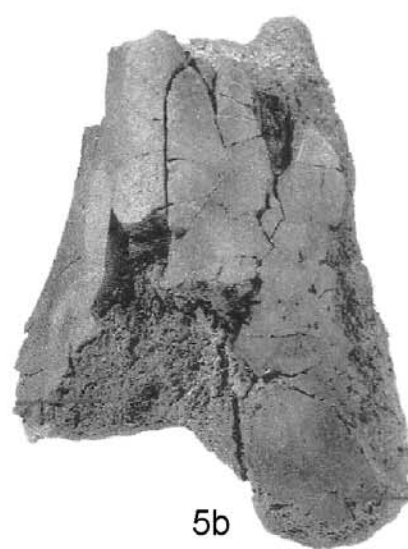
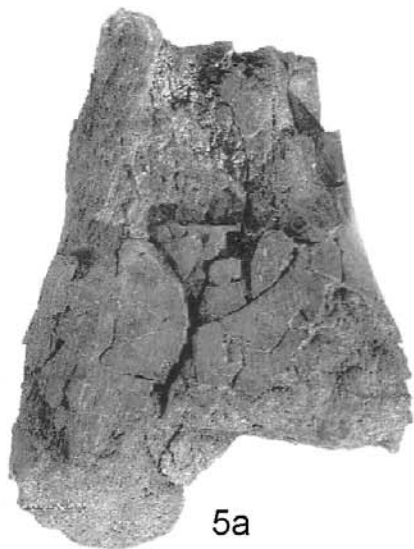
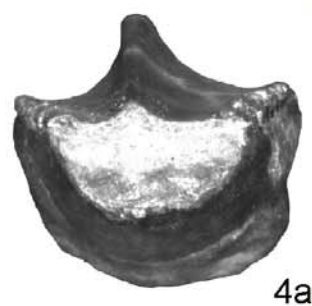
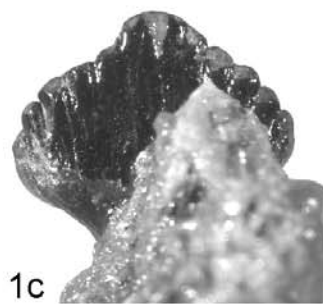


PLANCHE 11

Ptérosaures

Figure 1. Ornithocheiridae indéterminé. B, dent isolée, Cénomanien supérieur, L'Amas1. a : vue linguale ; b : vue labiale.

Figure 2. Ornithocheiridae indéterminé. B, dent isolée, Cénomanien inférieur, Les Renardières. vue labiale.

Figure 3. Ornithocheiridae indéterminé. A, dent isolée, Cénomanien inférieur, Fouras-Vauban1. a : vue linguale ; b : vue labiale.

Figure 4. Ornithocheiridae indéterminé., os indéterminé, Cénomanien inférieur, Fouras Bois-Vert. d : vue en section transversale.

Figure 5. Ornithocheiridae indéterminé., fragment proximal de fémur droit (?), Cénomanien inférieur, Fouras Bois-Vert. a : vue antérieure ; b : vue postérieure ; c : vue latérale.

Barres d'échelle : 5 mm (1-3), 5 cm (4-5).

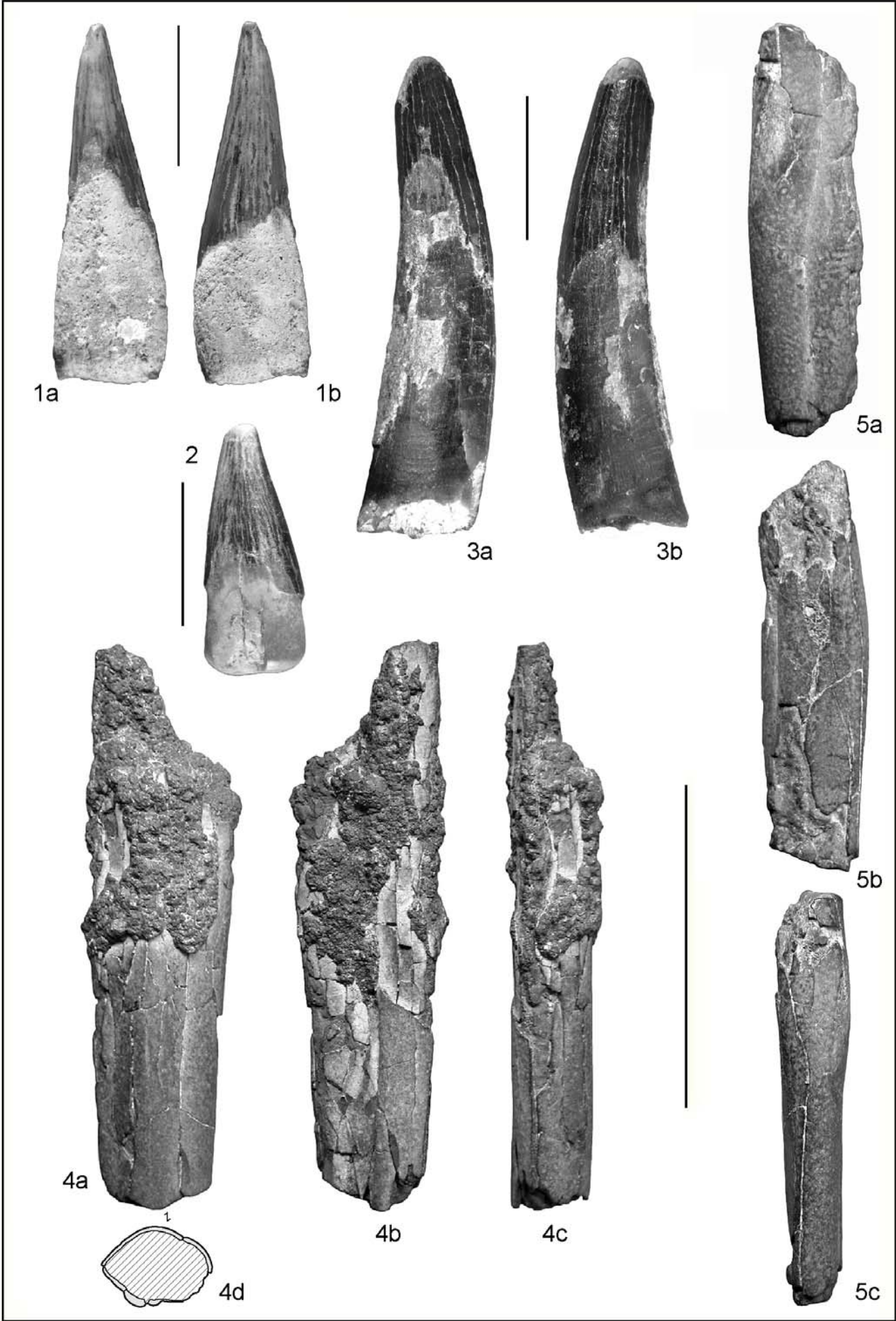


PLANCHE 12

Amphibiens ; Plésiosaures ; Squamates

Figure 1. Anura indéterminé, scapula droite, Cénomanien inférieur, Font-de-Benon1. a : vue médiale ; b : vue latérale.

Figure 2. Plesiosauria indéterminé, Cénomanien inférieur, La Buzinie. a : vue labiale ; b : vue linguale ; c : vue mésiale ou distale.

Figure 3. Scincomorpha indéterminé. (?Paramacellodidae), fragment de dentaire droit portant deux dents, Cénomanien inférieur, Fouras-Vauban1. a : vue labiale ; b : vue linguale ; c : vue apicale.

Figure 4. ?Scincomorpha indéterminé. (?Paramacellodidae), ostéoderme, Cénomanien inférieur, Fouras-Vauban1. a : vue dorsale.

Figure 5. *Simoliophis rochebrunei*, vertèbre dorsale, Cénomanien inférieur, Montagan. a : vue dorsale ; b : vue ventrale ; c : vue latérale ; d : vue antérieure ; e : vue postérieure.

Figure 6. *Carentonosaurus mineaui*, vertèbre dorsale, Cénomanien supérieur, Ile Madame1. a : vue dorsale ; b : vue ventrale ; c : vue latérale ; d : vue antérieure ; e : vue postérieure.

Figure 7. Varanoidea indéterminé, vertèbre dorsale?, Cénomanien inférieur, La Buzinie. a : vue dorsale ; b : vue ventrale ; c : vue latérale ; d : vue antérieure ; e : vue postérieure.

Barre d'échelle : 1 mm (1, 3, 4), 5 mm (5-7), 1 cm (2).

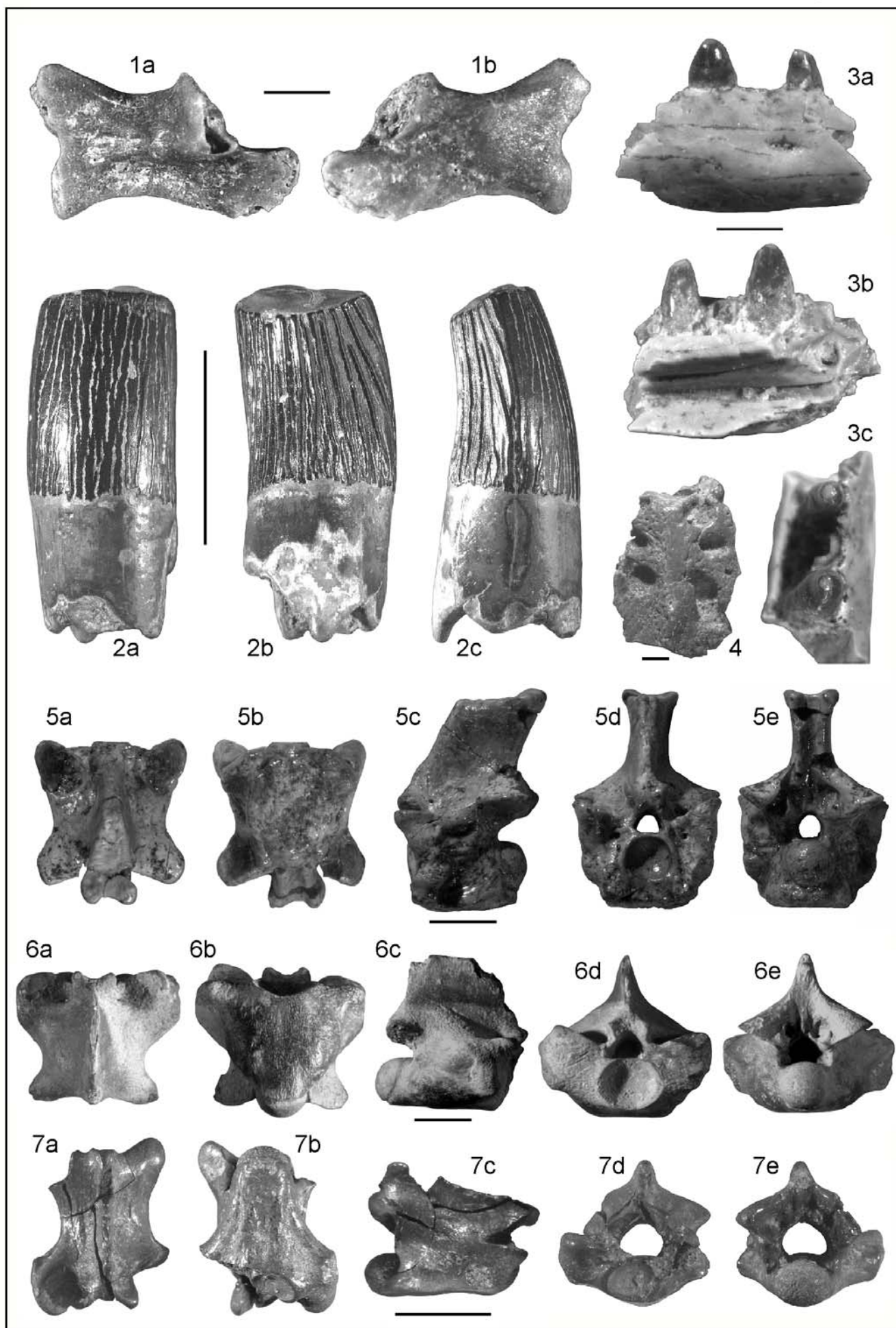


PLANCHE 13

Mammifères

Figure 1. Mammalia indét., prémolaire (inférieure?), Cénomanién inférieur, Les Renardières. a : vue linguale ; b : vue labiale ; c : vue occlusale.

Figure 2. ?Marsupialia indét., talonide d'une dent molariforme inférieure droite (m1 ou m2 ?), Cénomanién inférieur, Font-de-Benon1. vue occlusale.

Figure 3. ?Marsupialia indét., trigonide d'une dent molariforme inférieure gauche, Cénomanién inférieur, Font-de-Benon1. a : vue linguale ; b : vue labiale ; c : vue occlusale ; d : vue disto-occlusale ; e : vue distale.

Figure 4. ?Marsupialia indét., trigonide d'une dent molariforme inférieure droite (m3 ou m4 ?), Cénomanién inférieur, Font-de-Benon1. a : vue occlusale ; b : vue linguale ; c : vue labiale.

Barres d'échelle : 1 mm.

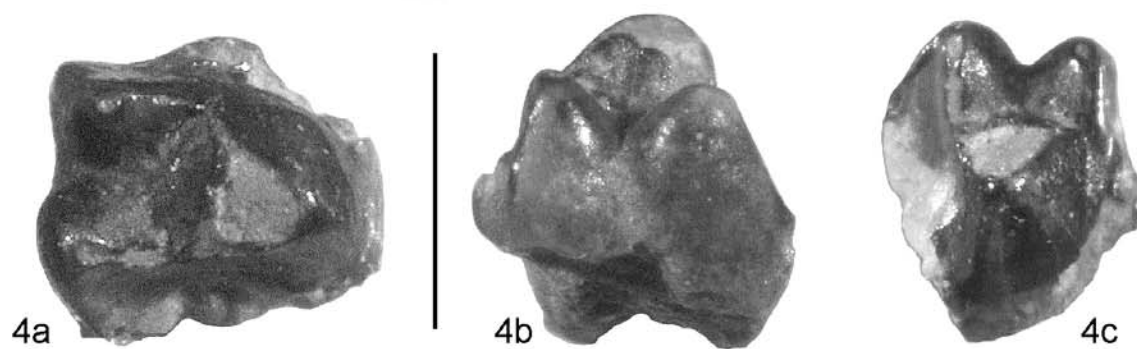
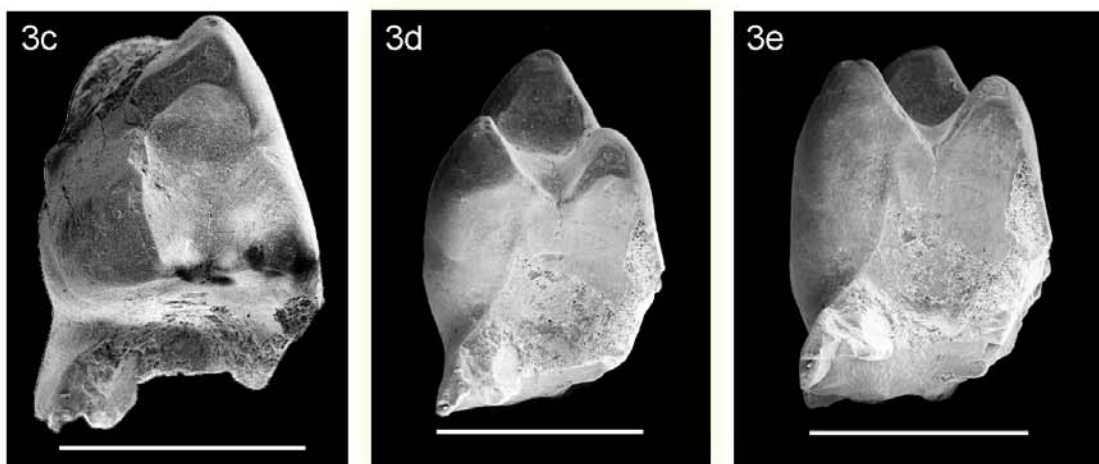
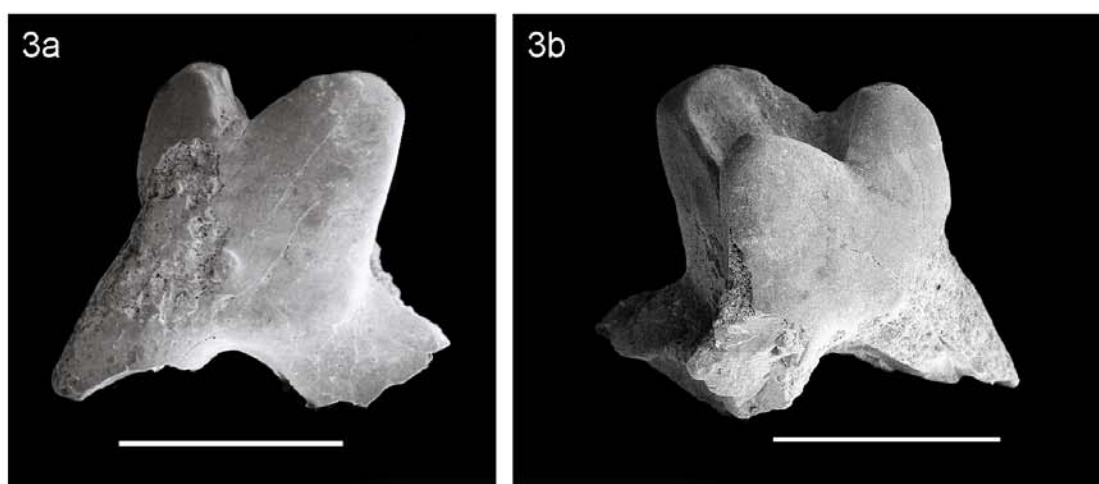
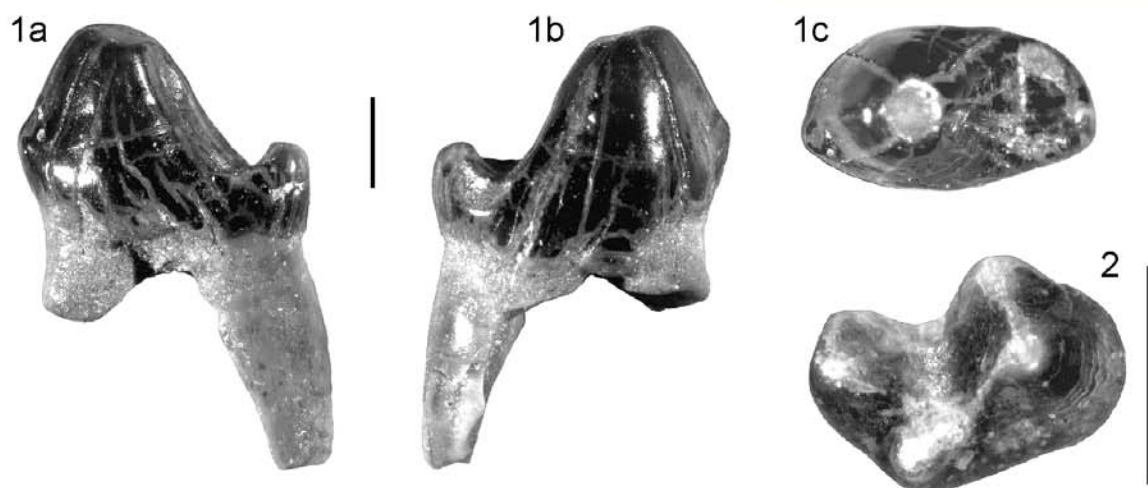


PLANCHE 14

Sélaciens du Campanien

Figure 1. *Squatina* cf. *hassei*, dent latérale, PIL 103, Campanien moyen, Le Pilou.

Figure 2. *Heterodontus* cf. *rugosus*, dent latérale, CLD 7, Campanien moyen, le Caillaud.

Figure 3. *Plicatoscyllium* cf. *globidens*, dent latérale, PIL 116, Campanien moyen, Le Pilou.

Figure 4. *Cretolamna appendiculata*, dent latérale, PIL 85, Campanien moyen, Le Pilou.

Figure 5. *Squalicorax kaupi*, PIL 71, dent antérieure, Campanien moyen, Le Pilou.

Figure 6. *Pseudocorax laevis*, CLD 10, dent latéro-antérieure, Campanien moyen, Le Caillaud.

Figure 7. *Squalicorax pristodontus*, CLD 29, dent latérale, Campanien moyen, Le Caillaud.

Figure 8. *Squalicorax pristodontus*, CLD 47, dent latérale, Campanien moyen, Le Caillaud.

Figure 9. *Squalicorax pristodontus*, CLD 4, dent latéro-antérieure, Campanien moyen, Le Caillaud.

Figure 10. *Squalicorax pristodontus*, MSH 10, dent antérieure, Campanien supérieur, Meschers.

Barres d'échelle: 1 mm (1, 3), 5 mm (2, 4, 6), 1 cm (5, 7-10).

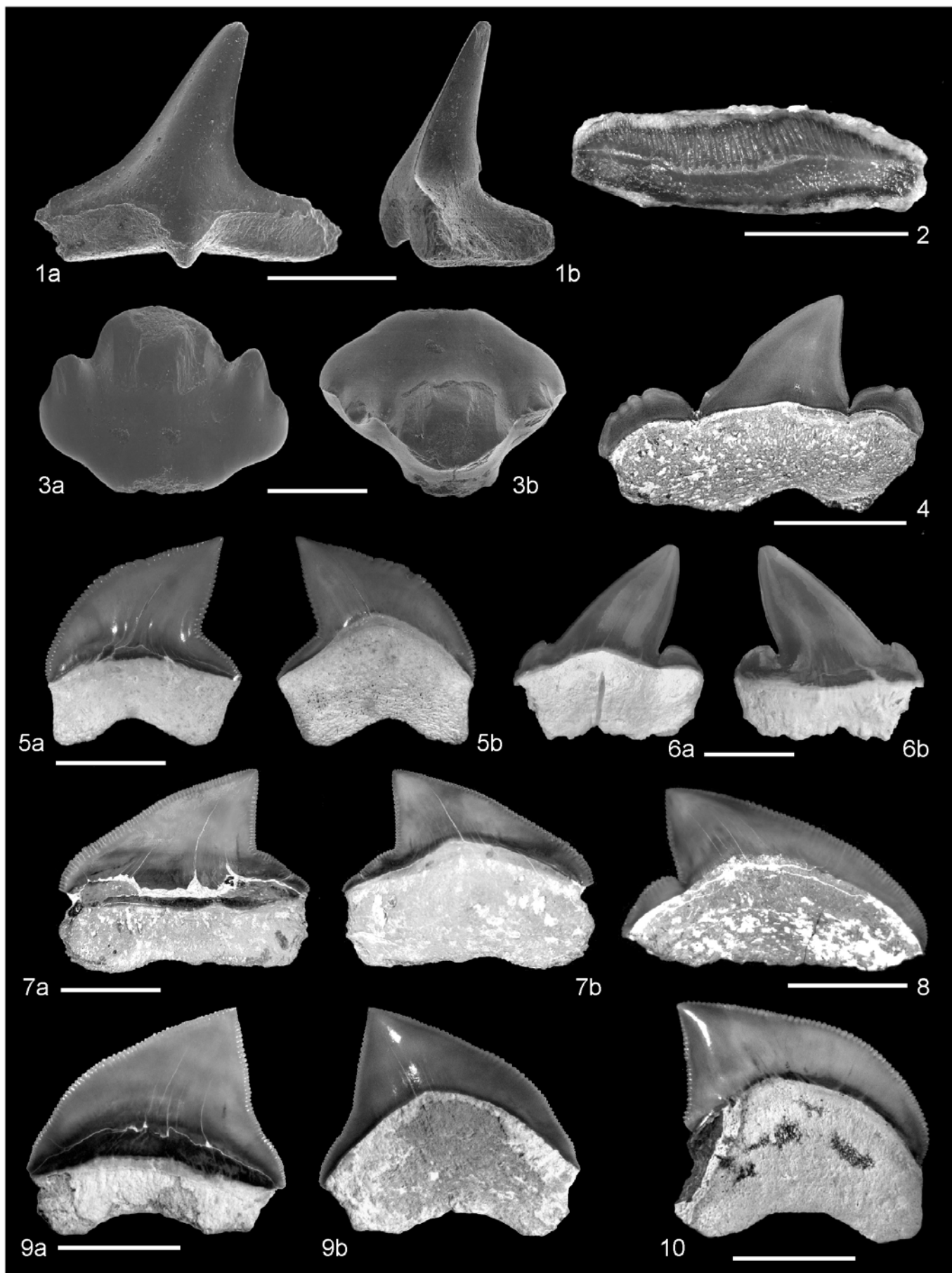


PLANCHE 15

Sélaciens du Campanien

Figure 1. *Carcharias latus*, PIL 19, dent latérale, Campanien moyen, Le Pilou.

Figure 2. *Carcharias latus*, PIL 20, dent antérieure, Campanien moyen, Le Pilou.

Figure 3. *Carcharias adneti*, PIL 95, dent antérieure, Campanien moyen, Le Pilou.

Figure 4. *Carcharias adneti*, CLD 48, holotype, dent latérale, Campanien moyen, Le Caillaud.

Figure 5. *Carcharias adneti*, PIL 50, dent latéro-antérieure, Campanien moyen, Le Pilou.

Figure 6. *Carcharias adneti*, CLD 17, dent antérieure, Campanien moyen, Le Caillaud.

Figure 7. *Carcharias adneti*, PIL 60, dent latérale, Campanien moyen, Le Pilou.

Figure 8. *Serratolamna khderii*, MSH 3, dent latéro-antérieure, Campanien supérieur, Meschers.

Figure 9. *Serratolamna khderii*, MSH 1, dent latérale, Campanien supérieur, Meschers.

Figure 10. *Protolamna borodini*, PIL 31, dent latéro-antérieure, Campanien moyen, Le Pilou.

Figure 11. *Cretolamna* sp., CLD 23, dent latérale, Campanien moyen, Le Caillaud.

Barres d'échelle: 1 mm (6, 7), 5 mm (1-5, 8-11).

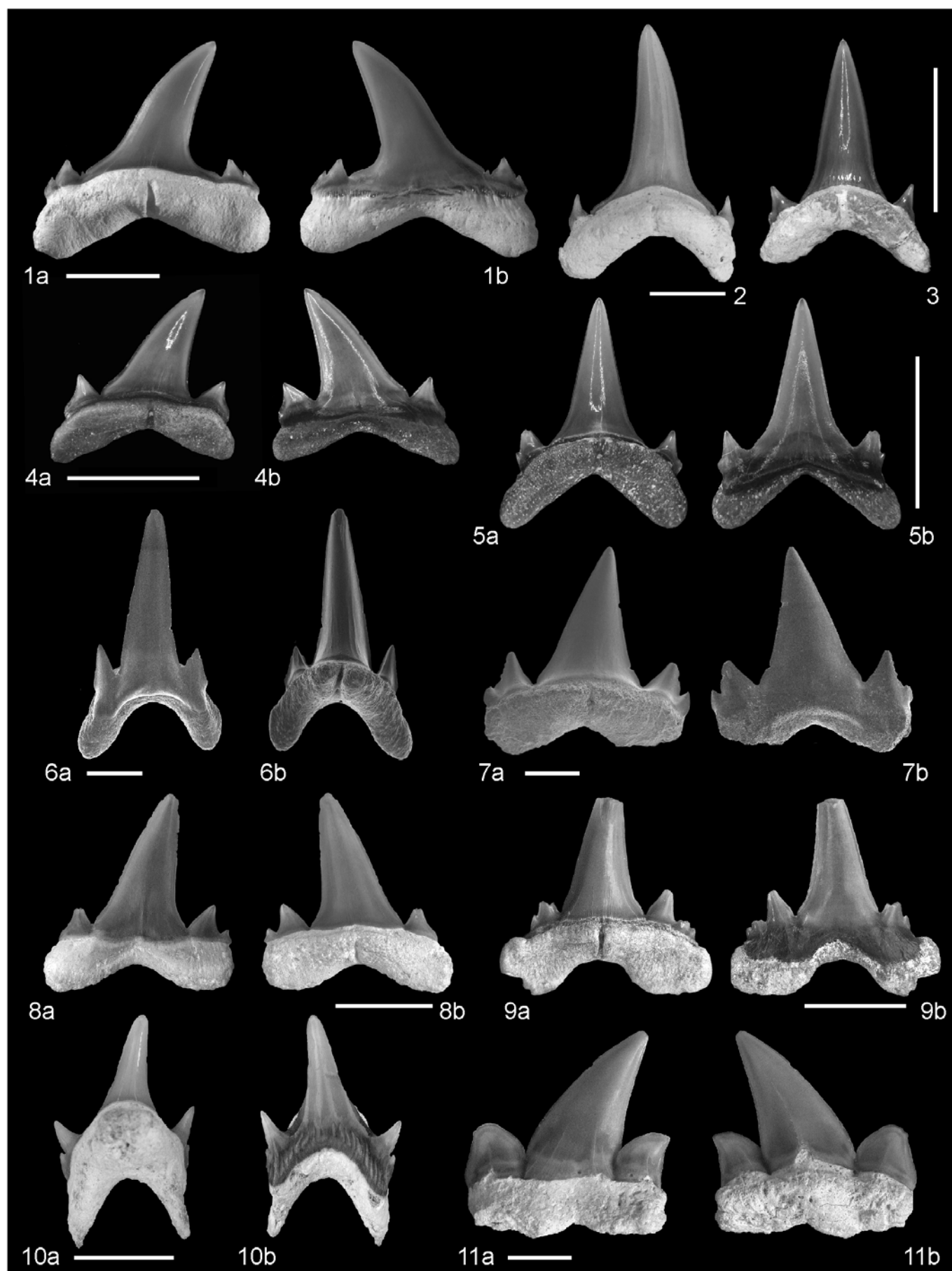


PLANCHE 16

Sélaciens du Campanien

Figure 1. *Paranomotodon* sp., PIL 89, dent latéro-antérieure, Campanien moyen, Le Pilou.

Figure 2. *Galeorhinus girardoti*, CLD 30, dent latéro-antérieure, Campanien moyen, Le Caillaud.

Figure 3. *Galeorhinus girardoti*, PIL 104, dent latérale, Campanien moyen, Le Pilou.

Figure 4. *Palaeogaleus faujasi*, MSH 13, dent latérale, Campanien supérieur, Meschers.

Figure 5. « *Scyliorhinus* » cf. *germanicus*, CLD 22, dent latérale, Campanien moyen, Le Caillaud.

Figure 6. *Scyliorhinus elongatus*, PIL 29, dent latéro-antérieure, Campanien moyen, Le Caillaud.

Barres d'échelle: 1 mm (2-6), 1 cm (1).

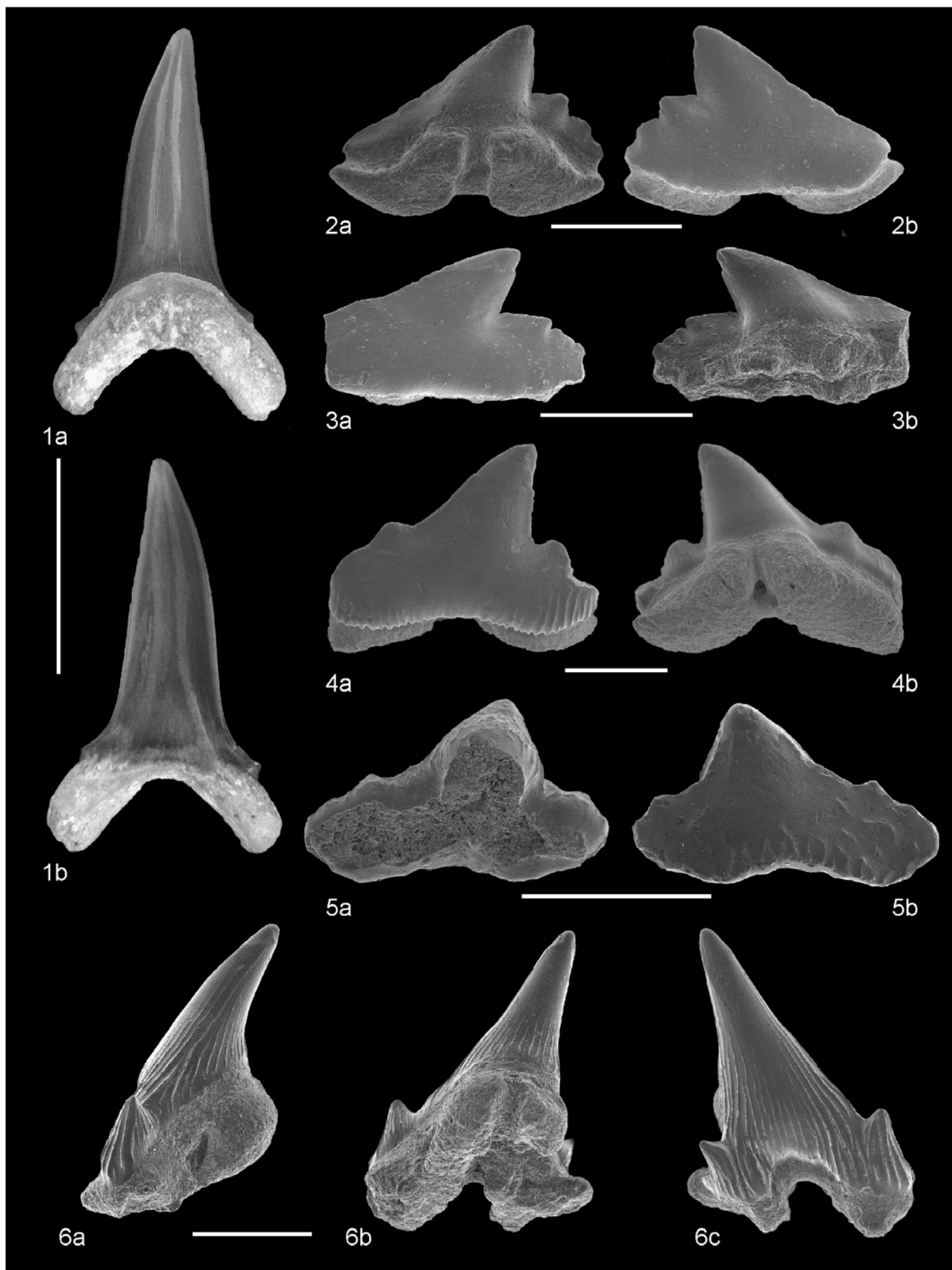


PLANCHE 17

Sélaciens du Campanien

Figure 1. *Squatirhina lonzeensis*, PIL 30, dent latérale, Campanien moyen, Le Pilou.

Figure 2. *Rhinobatos echavei*, PIL 93, dent latéro-antérieure, Campanien moyen, Le Pilou.

Barre d'échelle: 1 mm.

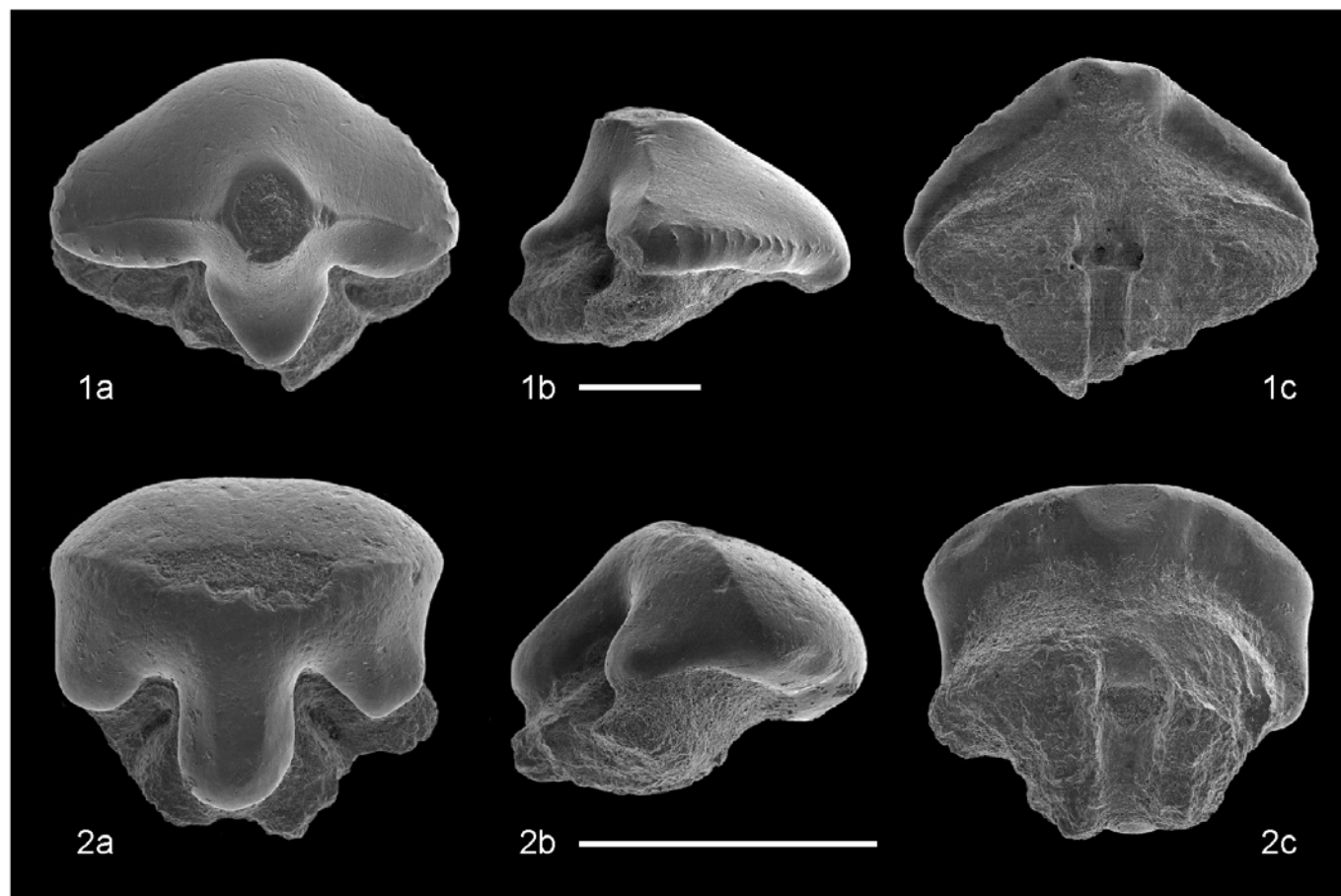


PLANCHE 18

Sélaciens du Campanien

Figure 1. *Rhombodus carentonensis*, MSH 35, dent latéro-antérieure, Campanien supérieur, Meschers.

Figure 2. *Rhombodus carentonensis*, MSH 17, holotype, dent antérieure (médiane), Campanien supérieur, Meschers.

Figure 3. *Rhombodus carentonensis*, CLD 32, dent latérale, Campanien moyen, Le Caillaud.

Figure 4. *Rhombodus carentonensis*, CLD 34, dent latéro-antérieure, Campanien moyen, Le Caillaud.

Figure 5. *Rhombodus carentonensis*, CLD 35, dent latérale, Campanien moyen, Le Caillaud.

Barres d'échelle: 1 mm (3, 5), 5 mm (1, 2, 4).

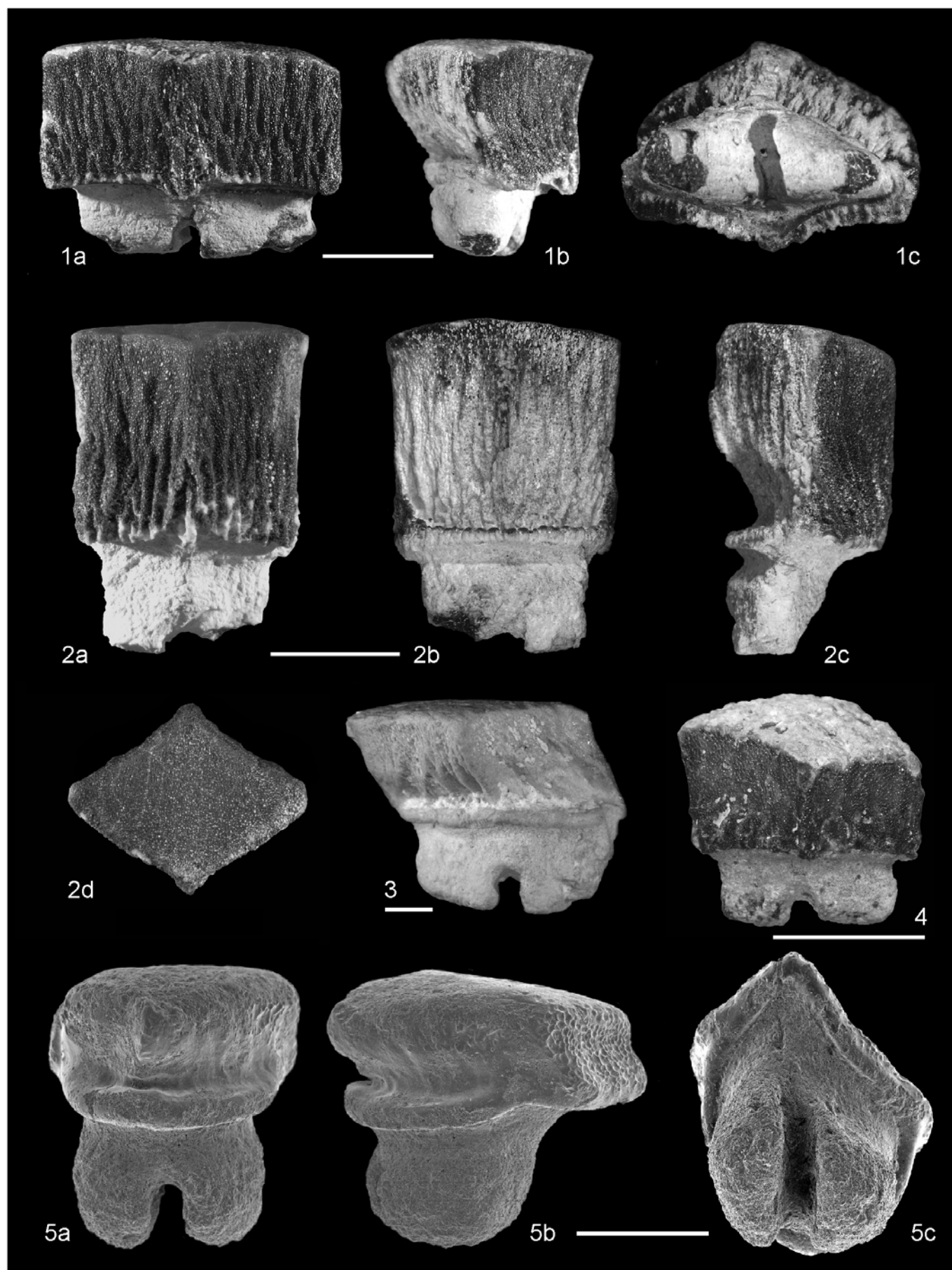


PLANCHE 19

Vertébrés divers du Campanien

Figure 1. *Anomoeodus* sp., denture préarticulaire droite, Campanien moyen, Le Pilou.

Figure 2. *Anomoeodus* sp., denture vomérienne Campanien moyen, Le Pilou.

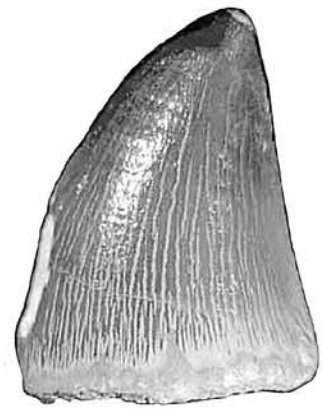
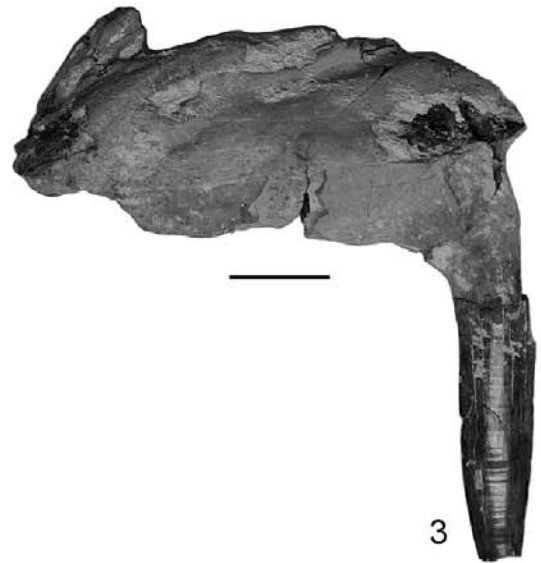
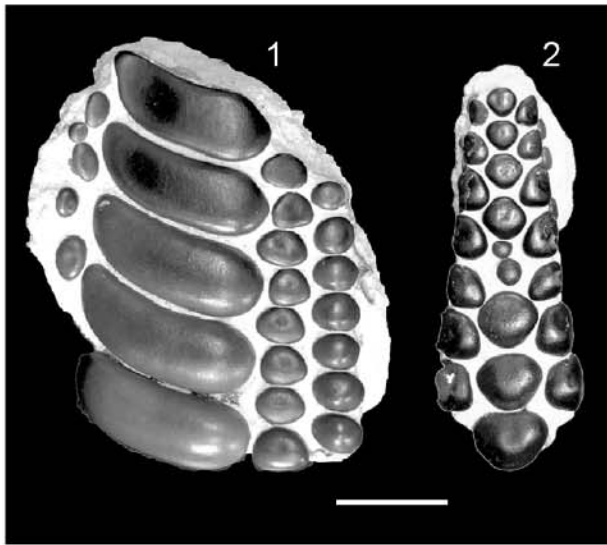
Figure 3. *Enchodus* sp., dent isolée, Campanien moyen, Le Pilou.

Figure 4. ?Protostegidae, fragment de plastron, Campanien moyen, Le Pilou.

Figure 5. *Plioplatecarpus* sp., dent isolée, Campanien moyen, Le Caillaud.

Figure 6. *Prognathodon* sp., dent isolée, Campanien moyen, Le Caillaud.

Barres d'échelle: 1 cm (1, 3, 5, 6), 5 cm (4).



Annexes

Annexe 1. Liste générale des vertébrés présents dans le Cénomanien des Charentes.

CHONDRICHTHYES

Ordre Hybodontiformes
 Famille Hybodontidae
Hybodus sp.
 Famille Polyacrodontidae
Polyacrodus levis
Polyacrodus maiseyi
Polyacrodus sp.
 Famille Distobatidae
Tribodus morlati
 Famille Ptychodontidae
Ptychodus latissimus
 Ordre Heterodontiformes
 Famille Heterodontidae
Heterodontus paucicarinatus
 Ordre Orectolobiformes
 Famille Hemiscyllidae
Almascyllium sp.
Chiloscyllium sp.
 Famille Ginglymostomatidae
Cantioscyllium decipiens
Cantioscyllium spp.
 Famille indéterminée.
Cederstroemia sp.
 Ordre Lamniformes
 Famille Odontaspidae
«*Carcharias*» *amonensis*
Cenocarcharias tenuiplicatus
Cenocarcharias rochebrunei
Roulletia bureaui nov. gen. et sp.
 Famille Cretoxyrinidae
Archaeolamna sp.
Cretodus semiplicatus
Cretolamna appendiculata
Protolamna compressidens
Protolamna sp.
 Famille Alopiidae
Paranomotodon sp.
 Famille Mitsukurinidae
Scapanorhynchus minimus
 Famille Anacoracidae
Squalicorax baharijensis
Squalicorax coquandi nov. sp. (Tur.)
Squalicorax sp.
 Famille indéterminée.
Protoscyliorhinus magnus

Ordre Rajiformes
 Famille Rhinobatidae
«*Rhinobatos*» sp.
 Famille Hypsobatidae

Pseudohypolophus mcultyi
 Famille Sclerorhynchidae
Onchopristis dunklei
 gen. et sp. indéterminée.
 Famille indéterminée.
Archingeayia sistaci nov. gen. et sp.
Engolismaia couillardi nov. gen. et sp.
Hamrabatis bernardezi nov. sp.
Ptychotrygon spp.
Ptychotrygonoides pouiti
Turoniabatis cappettai
Squatirhina sp.

OSTEICHTHYES

Ordre Lepisosteiformes
 Famille Lepisosteidae
 gen. et sp. indéterminée.
 Ordre Semionotiformes
 Famille Semionotidae
 gen. et sp. indéterminée.
 Ordre Pycnodontiformes
 Famille Pycnodontidae
«*Coelodus carentonensis*»
 gen. et sp. indéterminée.
 Famille ?Pycnodontidae
Stephanodus sp.
 Ordre Amiiformes
 Famille Amiidae
 gen. et sp. indéterminée.
 Ordre indéterminée.
«*Stromerichthys*» sp.
 Ordre Pachycormiformes
 Famille Pachycormidae
Protosphyraena ferox
 Ordre Elopiformes
 Famille Phyllodontidae
 Ordre Aulopiformes
 Famille Enchodontidae
Enchodus sp.
 Ordre Ichthyodectiformes
 Famille Ichthyodectidae
 gen. et sp. indéterminée.
 Ordre Perciformes
 Famille Blochiidae
Cylindracanthus sp.

AMPHIBIA

Ordre Anura
 gen. et sp. indéterminée.

REPTILIA

Chelonii
 Famille ?Dortokidae
 gen. et sp. indéterminée.
 Famille Solemydidae
 gen. et sp. indéterminée.
 Crocodylia
 Famille Atoposauridae
 gen. et sp. indéterminée.
 Famille Bernissartidae
?Bernissartia sp.
 Famille Goniopholididae
 gen. et sp. indéterminée.
 Famille Pholidosauridae
 gen. et sp. indéterminée.
 Ziphosuchia
 gen. et sp. indéterminée.
 Dinosauria
 Titanosauriformes
 gen. et sp. indéterminée.
 Famille Dromaeosauridae
 gen. et sp. indéterminée.
 Famille Carcharodontosauridae
?Carcharodontosaurus sp.
 Famille Troodontidae
 gen. et sp. indéterminée.
 Famille Nodosauridae
 gen. et sp. indéterminée.
 Iguanodontidea
 gen. et sp. indéterminée.
 Pterosauria
 Famille Ornithocheiridae
?Ornithocheirus sp.
 Plesiosauria
 Famille ?Elasmosauridae
 gen. et sp. indéterminée.
 Squamata
 Famille ?Paramacellodidae
 gen. et sp. indéterminée.
 Varanoidea
Carentonosaurus mineau
 gen. et sp. indéterminée.
 Ophidia
 gen. et sp. indéterminée.
 Famille Simoliophiidae
Simoliophis rochebrunei

MAMMALIA

gen. et sp. indéterminée.
 ?Marsupialia
 gen. et sp. indéterminée

Annexe 2. (suite)

	Unité B1				Unité B2					Unités C4-D				Unité E		G	T	
Taxons :	CLD	FDB-1	FDB-2	RND	FVA-1	FVA-4	FVA-5	TLM	BZN	MTG	FBV	MAD-1	AMA-1	MAS	MAD-2	AMA-2	PDB-1	PDB-2
Semionotidae indét.	1	13	2	16	6	0	0	1	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0
Pycnodontidae indét.	21	149	1	199	38	3	2	26	139	32	0	46	2	79	2	5	0	0
" <i>Coelodus carentonensis</i> "	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	62	2	108	1	1	0	0
<i>Stephanodus</i> sp.	1	134	10	74	0	0	0	28	83	27	0	0	0	0	1	0	0	0
Lepisosteidae indét.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parabula</i> sp.	0	0	0	0	6	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Amiidae indét.	0	41	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Enchodus</i> sp.	1	1	1	3	102	21	26	1	151	1	3	2	15	1	0	0	0	0
" <i>Stromerichthys</i> " sp.	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ichthyodectidae	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0
<i>Cylindracanthus cretaceus</i>	0	0	0	1	9	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Protosphyraena</i> sp.	1	0	0	1	0	0	0	1	3	0	0	0	3	1	0	0	0	0
Anura indét.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pleurodira indét. (cf. Dortokidae)	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Solemydidae indét.	0	0	0	6	3	0	0	6	3	1	77	0	0	0	0	0	0	0
Chelonii indét.	0	2	0	0	6	0	0	19	20	1	4	0	0	0	0	0	0	0
Ziphsosuchia indét.	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bernissartidae + Atoposauridae indét.	3	121	8	115	162	53	15	47	121	96	0	0	0	0	0	0	0	0
Pholidosauridae indét.	0	4	0	8	1	0	0	3	2	4	0	0	0	0	0	0	0	0
Goniopholididae indét.	1	2	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carcharodontosaurus</i> sp.	0	0	0	0	1	0	0	0	6	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dromaeosauridae</i> indét.	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Troodontidae</i> indét.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Theropoda</i> indét.	0	2	0	11	4	0	1	4	10	6	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Titanosauriformes</i> indét.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Iguanodontidea</i> indét.	0	0	0	0	5	0	0	1	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nodosauridae</i> indét.	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ornithocheiridae</i> indét. A	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ornithocheiridae</i> indét. B	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
? <i>Ornithocheiridae</i> indét.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
cf. <i>Paramacellodidae</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ophidia</i> indét. A	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ophidia</i> indét. B	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Simoliophis rochebrunei</i>	13	13	2	64	1	0	0	33	224	20	6	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carentonosaurus mineau</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	57	3	12	0	0	0	0
<i>Varanoidea</i> indét.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Elasmosauridae</i> indét.	0	0	0	6	3	0	0	2	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0
? <i>Marsupialia</i> indét.	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mammalia</i> indét.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0